

JAHRBUCH FÜR
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
ERSTE ABTEILUNG

GEGENBAURS
**MORPHOLOGISCHES
JAHRBUCH**

begründet von G. Gegenbaur, weitergeführt von
G. Ruge, E. Göppert, A. Benninghoff, H. Stieve



Unter Mitwirkung der Professoren

Dr. DABELOW in Mainz, Dr. STARCK in Frankfurt/Main
Dr. K. GOERTTLER in Freiburg i. Br., Dr. K. NIESSING in Marburg/Lahn



HERAUSGEgeben VON

PROF. DR. H. BECHER
MÜNSTER/WESTF.

UND

PROF. DR. G. HERTWIG
HALLE (S.)



95. BAND

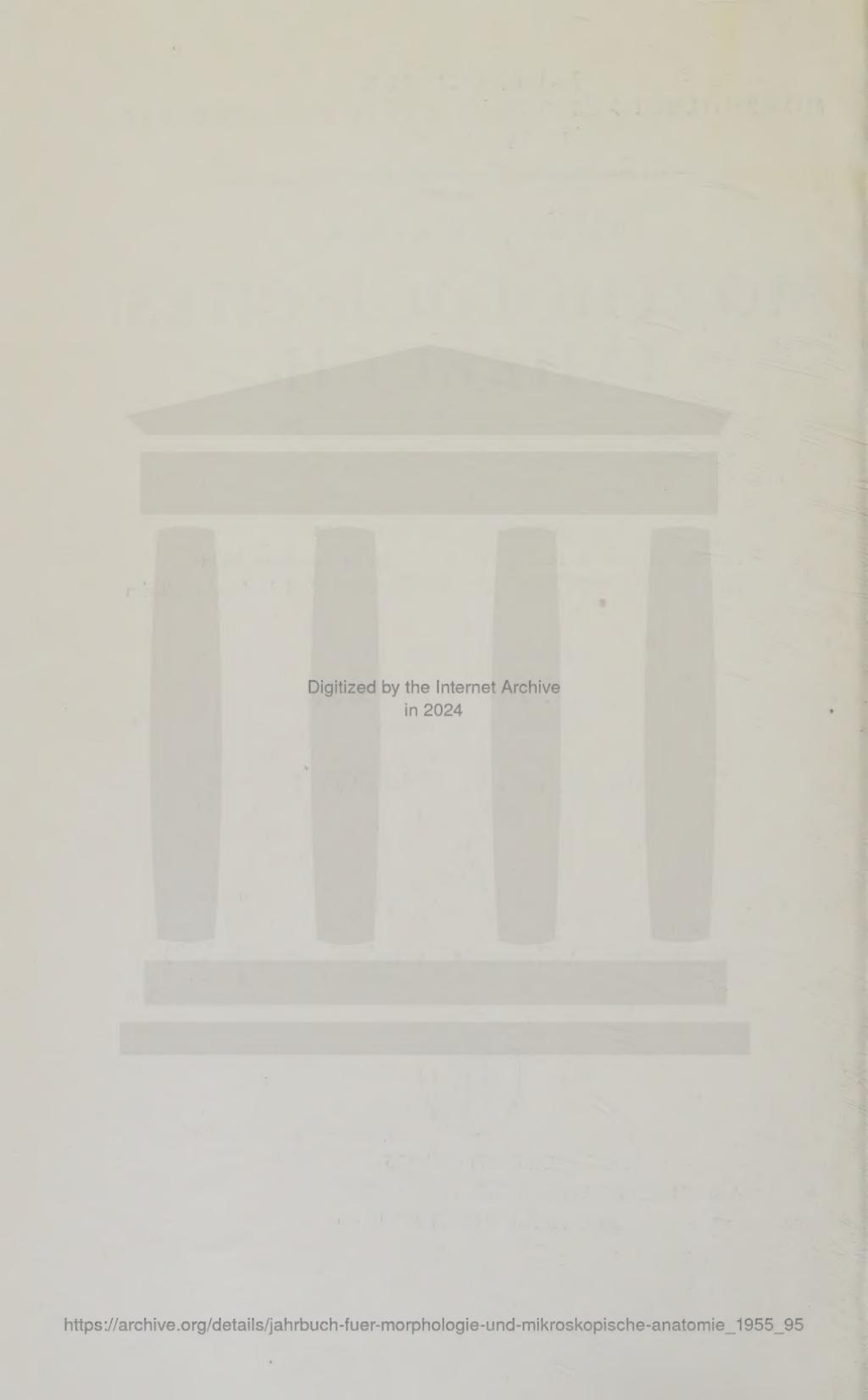
MIT 221 ABBILDUNGEN IM TEXT

(Festschrift zum 70. Geburtstag von Prof. Dr. Otto Veit)



LEIPZIG 1955

AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT
GEEST & PORTIG K.-G.

A faint, light gray watermark of a classical building with four columns and a triangular pediment is visible across the entire page.

Digitized by the Internet Archive
in 2024

*Die Arbeiten dieses Bandes
sind Herrn Prof. Dr. Otto Veit, Köln, von den Verfassern
zum 70. Geburtstag gewidmet*

Inhalt des Fünfundneunzigsten Bandes

Erstes und zweites Heft

Ausgegeben im August 1955

	Seite
<i>Günther Hertwig und Ingeborg Weiß, Die Auswirkung der Vereinigung von Genomen, die ungleichen Kernklassen angehören, auf die Entwicklungsfähigkeit reziproker Krötenbastarde. Mit 14 Abbildungen im Text</i>	1
<i>Friedrich Pauwels, Über die Verteilung der Spongiosadichte im coxalen Femurende und ihre Bedeutung für die Lehre vom funktionellen Bau des Knochens. Mit 12 Abbildungen im Text</i>	35
<i>Kläre Noerthen, Die Nervenversorgung der Katzenmilz. Mit 8 Abbildungen im Text</i>	55
<i>Wolfgisbert Reinbach, Das Cranium eines Embryos des Gürteltieres Zaedyus minutus (65 mm Sch.-St.) Mit 30 Abbildungen im Text</i>	79
<i>P. Ortmann, Zur Darstellung der Gesamtlipoiden an Pflügerschen Schläuchen und Oozyten im Hundeovar. Mit 6 Abbildungen im Text</i>	142
<i>H. Rollhäuser und G. G. Wendt, Zur inneren Mechanik des hypertrofischen Muskels. Mit einer Abbildung im Text</i>	151
<i>Ernst von Herrath, Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Säugermilz. Mit 6 Abbildungen im Text</i>	162
<i>Rolf Schneider, Zur Entwicklung des Chondrocraniums der Gattung Bradypus. Mit 42 Abbildungen im Text</i>	209

Drittes und viertes Heft

Ausgegeben im Oktober 1955

<i>Konrad Drebinger, Entwicklung der Pulpamuskulatur der Schafmilz im Vergleich zur übrigen Organdifferenzierung. Mit 8 Abbildungen im Text</i>	305
<i>Alexander Puff, Über die Verformung der Herzkammerbasis beim Menschen unter der Funktion. Mit 16 Abbildungen im Text</i>	330

<i>Johannes Rohen</i> , Arterio-venöse Anastomosen in der Orbita bei Vögeln. Mit 12 Abbildungen im Text	364
<i>Auguste Hoffmann</i> , Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Fettzellmembranen. Mit 7 Abbildungen im Text	384
<i>Andrejs Oksche</i> , Untersuchungen über die Nervenzellen und Nervenverbindungen des Stirnorgans, der Epiphyse und des Subkommissuralorgans bei anuren Amphibien. Mit 18 Abbildungen im Text	393
<i>H. Knoche</i> , Pathologische Veränderungen im Ganglion Gasseri des Menschen. Mit 9 Abbildungen im Text	426
<i>H. J. Clemens</i> , Untersuchungen über das maximale Lungenluft-Volumen. Mit 15 Abbildungen im Text	447
<i>E. Hipp</i> , Die embryonale Entwicklung der Kniegelenkskörper. Mit 17 Abbildungen im Text	518

*Aus dem Anatomischen Institut der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Direktor: Professor Dr. G. Hertwig*

Die Auswirkung der Vereinigung von Genomen, die ungleichen Kernklassen angehören, auf die Ent- wicklungsähigkeit reziproker Krötenbastarde

Von

Günther Hertwig und Ingeborg Weiß

Mit 14 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 10. Juli 1954)

Inhaltsverzeichnis

I. Ergebnisse der Kreuzungsversuche an Kröten und ihre Deutung durch G. Hertwig (1930)	2
II. Kritik an diesem Deutungsversuch und Notwendigkeit einer Überprüfung auf Grund der neueren Ergebnisse der quantitativen Zytologie	5
III. Die Zellkernhaupt- und Zwischenklassen und ihre formale Genese	5
IV. Die Faktoren, welche die Bildung der verschiedenen Kernklassen ursächlich bedingen	8
V. Die Ergebnisse der Krötenversuche von G. Hertwig im Lichte dieser neuen Forschungsergebnisse und andere Deutungsmöglichkeiten	12
a) Untersuchungsmaterial und Methodik	14
b) Vergleichende Kernmessungen bei Erdkröten und Wechselkröten. Widerlegung der „Gigashypothese“ von G. Hertwig (1930)	16
c) Vergleich der Kernklassen der Bastarde mit gleichalten Erdkrötenlarven und die sich daraus ergebenden Folgerungen	18
VI. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse	29
VII. Schrifttum	33

I. Ergebnisse der Kreuzungsversuche an Kröten und ihre Deutung durch G. Hertwig

Ein sehr auffallendes Beispiel ungleichartiger Entwicklungs-fähigkeit haben Born 1886 und ausführlich G. Hertwig 1918 bei der wechselseitigen Kreuzung der beiden Krötenarten *Bufo bufo* und *Bufo viridis* beschrieben.

Die Eier der Erdkröte, mit Wechselkrötensamen befruchtet, liefern neben einer Anzahl von Mißbildungen viele zur Metamorphose kommende Bastarde. Bei der reziproken Kreuzung Wechselkröte ♀ × Erdkröte ♂ erreicht trotz monospermer Besamung keine einzige Larve ein höheres Alter als 12 Tage. Die Urmundbildung ist schon stark gestört. Es kommt zu ausgedehntem Zerfall von Zellen, der den raschen Tod der Larven herbeiführt.

Auf der Suche nach den Ursachen dieses ungleichen Ergebnisses der reziproken Krötenkreuzung kommt G. Hertwig (1930) nach Prüfung und Verwerfung mehrerer anderer Deutungsversuche zu dem Resultat, daß die von ihm beobachteten Kern- und Zellgrößenunterschiede der Eltern als Ursache ausreichen, um die Untersuchungsergebnisse in allen ihren Einzelheiten befriedigend zu deuten.

Die Erdkröte besitzt nämlich, wie G. Hertwig durch überzeugende Abbildungen zeigt, im Vergleich zur Wechselkröte erheblich größere rote Blutkörperchen und Samenfäden. Durch Kernmessungen an den Leberzellen der beiden Krötenarten, die sich allerdings nicht der variationsstatistischen Methodik bedienten, fand er außerdem, daß die Leberzellkernvolumina der Erdkröte sich zu denen der Wechselkröte verhalten wie etwa 100 : 60, und glaubt sich auf Grund dieser Befunde „trotz der natürlich gebotenen Reserve“ zu der Hypothese berechtigt, „daß bei der großen und überraschenden, von Stohler (1928) festgestellten Übereinstimmung in der Chromosomenausstattung bezüglich Zahl und Form zwischen beiden Arten ein sehr enger genetischer Zusammenhang besteht derart, daß sich *Bufo bufo* im Vergleich zu *Bufo viridis* als eine Gigasform bezeichnen läßt, bei der ein großer Teil der Gene durch innere Teilung im Sinne von M. Heidenhain eine Verdoppelung erfahren hat“. *Bufo bufo* wäre also im Vergleich zu *Bufo viridis* trotz gleicher Chromosomenzahl bezüglich der Genmasse als tetraploid oder besser als tetramer zu bezeichnen. Hier taucht zum ersten Mal der Begriff der tetrameren bzw. vielwertigen Chromosomen auf, der zwei Jahre

später von G. Hertwig (1932) zur Hypothese der „polymeren“ Chromosomen erweitert worden ist zur Deutung der Genese der sogenannten Kernverdoppelungsklassen. Nach jahrelangem Widerspruch hat diese Hypothese, nachdem der Name polymer durch polytän ersetzt worden ist, erst in neuerer Zeit mehr Beachtung gefunden (Bauer 1952, Hartmann 1953).

Wir müssen im Verlauf unserer Untersuchungen noch mehrmals auf die Ergebnisse der modernen quantitativen Zytologie zurückkommen. Damals im Jahre 1930, als G. Hertwig seine quantitativen Zellkernuntersuchungen an den Kröten und ihren Bastarden anstellte, war durch die grundlegenden Untersuchungen von Jacobj (ab 1925) nur bekannt, daß die Gewebe und Organe der Säugetiere aus verschiedenen großen Zellkernen aufgebaut sind, die sich variationsstatistisch in Klassen einordnen lassen, deren Volumina sich wie 1:2:4 usw. verhalten. Dagegen wurde die Existenz von Verdoppelungsklassen bei den Amphibien von Jacobj damals direkt negiert. So konnte G. Hertwig auf Grund einiger weniger, nicht kurvenmäßig und variationsstatistisch erfaßter Kernmessungen an den Lebern und der ohne Kernmessungen deutlichen Größenunterschiede der roten Blutkörperchen und Samenfäden der beiden Krötenarten zu der, wie gezeigt werden wird, irrtümlichen Gigashypothese kommen.

Ein wesentliches Argument zugunsten dieser Hypothese erblickte G. Hertwig in dem von ihm durch Messungen erhobenen Befund, daß die roten Blutkörperchen der Bastarde eine intermediäre Größe der elterlichen Erythrocyten besitzen. Dieses Ergebnis kann allerdings auch ebensogut durch die Annahme einer genbedingten intermediären Größe gedeutet werden. G. Hertwig verglich deshalb die Kerne der Bastardlarven mit reinen Erdkrötenlarven, indem er zu diesem Vergleich Kerne des Rückenmarks und der Ganglienzellen der Retina sowie auch Leberzellen benutzte. Er fand, daß die Kerne des Rückenmarks und der Netzhaut der Erdkrötenlarve sich zu denen der Bastarde wie 100:77 verhalten. An den Leberzellkernen waren die Messungsergebnisse „nicht so eindeutig gleichmäßig wohl infolge der verschiedenen starken Funktion der Leberzellen.“ Auf Grund dieser Messungsergebnisse, die allerdings auch nicht variationsstatistisch gesichert waren, zieht G. Hertwig folgenden Schluß: „Die Bastarde von Erdkröte ♀ × Wechselkröte ♂ haben genau intermediär große Kerne und Zellen im Vergleich zu den beiden Eltern-

arten. Im artfremden Erdkrötenplasma behalten die kleinen Kerne der Wechselkröte ihre Originalgröße bei.“

Wegen des frühzeitigen Absterbens der reziproken Bastardlarven vor Differenzierung ihrer Organe waren bei ihnen Kernmessungen nicht möglich. Da aber keine Chromosomenelimination während der Zweiteilung und bei späteren Furchungsstadien zu finden war, so meinte G. Hertwig, daß auch die Kerne der Kreuzung Wechselkröte ♀ × Erdkröte ♂ eine intermediäre Größe im Vergleich zu den beiden Eltern aufweisen und somit bei diesen reziproken Krötenkreuzungen die Kerne unter sich gleich groß sind. „Der einzige wesentliche Unterschied der beiden reziproken Bastarde ist der, daß das eine Mal das Plasma und der Dotter von der Erdkröte, das andere Mal von der Wechselkröte stammen, und daß der größere Halbkern der Erdkröte das eine Mal im arteigenen, das andere Mal im artfremden Plasma und Dotter wirksam ist.“

G. Hertwig weist dann auf die Beobachtungen an triploiden Bastarden hin, welche Renner (1929) im Handbuch der Vererbungswissenschaft zusammengestellt hat, und bei denen „die Erbcharaktere der Art, deren Genome doppelt vorhanden sind, überwiegen.“ Er bespricht ferner die klassischen Beobachtungen und Experimente von Boveri (1914) und Herbst (1914) an Seeigel-Bastarden, welche, aus Eiern mit gegenüber der Norm verdoppelten diploiden Eikernen gezüchtet, deutlich mutterähnlicher waren als die Bastarde, welche von haploidkernigen Eiern abstammten.

G. Hertwig wendet nun dieses „Quantitätsgesetz der Vererbung“, wie Herbst die Tatsache, daß die Kernsubstanz nach Maß ihrer Quantität als Vererbungsträger wirksam ist, auf seine reziproken Krötenkreuzungen an, bei denen es sich um Bastarde mit verschieden stark ausgeprägter disharmonischer Entwicklung handelt. Bei Verwendung des größeren Samenkernes der Erdkröte muß sich deshalb die Entwicklung des bastardierten Wechselkröteneies erheblich disharmonischer gestalten als bei der reziproken Kreuzung, wo nur der verhältnismäßig kleine Wechselkrötenkern zur Wirkung kommt, und ebenso muß die Entwicklung bei der Bastardierung Erdkröte ♀ × Wechselkröte ♂ deshalb besonders günstig verlaufen weil der verhältnismäßig große artgleiche Eikern im Verhältnis zum kleinen Samenkern die Entwicklung harmonisch beeinflußt. „Also auch für die günstige

harmonische Wirkung gilt das ‚Quantitätsgesetz der Vererbung‘ und erklärt die schon von Born als auffällig bezeichnete Tatsache, daß die Kreuzung Erdkröte ♀ × Wechselkröte ♂ trotz der erheblichen Differenz der beiden Elternarten ein für die Amphibien so ungewohnt günstig sich entwickelndes Bastardprodukt liefert.“

II. Kritik an diesem Deutungsversuch und Notwendigkeit einer Überprüfung auf Grund der neueren Ergebnisse der quantitativen Zytologie

So bestechend diese Erklärung ist, die den verschiedenen Ausfall der reziproken Krötenkreuzung auf quantitative Genomunterschiede zurückführt, so haben wir schon an mehreren Stellen angedeutet, daß uns die Grundlagen, auf denen sie basiert, noch nicht ausreichend gesichert erscheinen. Einmal genügen unserer Meinung nach nicht die quantitativen Kernmessungen, die an Zahl noch unzureichend waren und sich nicht der variationsstatistischen Methode bedienten. 2. sind auf Grund der Kernbefunde, deren Richtigkeit vorausgesetzt, noch andere Alternativedeutungen möglich, namentlich wenn wir die seit 1930 erzielten Ergebnisse der quantitativen Zytologie berücksichtigen.

III. Die Zellkernhaupt- und Zwischenklassen und ihre formale Genese

Ausgehend von den grundlegenden Untersuchungen von Jacob (1925), der sich bei seinen Kernmessungen erstmalig der variationsstatistischen Methode bediente, ist von zahlreichen Forschern übereinstimmend festgesetzt worden, daß die Zellkerne der verschiedenen Gewebe und Organe bei allen daraufhin untersuchten höheren pflanzlichen und tierischen Organismen in ihrer Größe nicht beliebig variieren, sondern sich in Kernklassen einteilen lassen, deren Volumina aufbauend auf einem artspezifischen Grund- oder Elementarquantum sich verhalten wie 1:2:4... bis 512 bzw. 1024. Daneben finden sich, besonders häufig bei Embryonen, eingehend studiert bei Frosch- und Krötenlarven (G. Hertwig 1941 und 1943, I. Weiss 1954), aber auch bei erwachsenen Organismen (Jacob 1933 und G. Hertwig 1942) sogenannte Zwischenkernklassen, deren Volumina in der Mitte zwischen 2 Hauptklassen liegen. Bei kurvenmäßiger Darstellung beobachtet man, falls das Organ nur aus einer Hauptklasse aufgebaut ist, eine Variationsbreite der Kurve zwischen den Vol-

mina 1 und 2 bei einem Maximum von 1,5. Enthalten die Organe 2 Hauptklassen, so ist die Kurve zweigipflig mit einem Maximum bei den Volumina 1,5 und 3 und einer Variationsbreite von 1 bis 4. Enthält das Organ noch eine Zwischenklasse, so findet man das Tal zwischen den beiden Gipfeln entweder weniger tief oder ausgefüllt (plateauartiger Verlauf der Kurve) oder nur einen Gipfel entsprechend dem Volumen 2, falls die Zahl der Kerne, die der Zwischenklasse angehören, im Verhältnis zu den Kernen der Hauptklasse größer ist. Durch Analyse des Verlaufs der Variationskurve, ob diese ein- oder mehrgipflig ist, und namentlich aus der Variationsbreite kann man meist mit großer Sicherheit auf die Zahl der Hauptklassen bzw. der Zwischenklassen, die an dem Aufbau des Organs beteiligt sind, Rückschlüsse ziehen.

Die Entstehung der verschiedenen großen Kernklassen, die alle von dem einen Zellkern des befruchteten Eikernes abstammen, läßt sich für die Hauptklassen auf folgende 3 Faktoren zurückführen:

1. Das Verdopplungswachstum des Elementarquantums oder seiner Multipla zwischen 2 Mitosen und die anschließende Halbierung durch die Mitose, wodurch die Kernklasse sich nicht ändert.
2. Die mehrfache Volumenverdoppelung ohne Kernteilung durch innere Teilung (Jacob 1925), wodurch höhere Kernklassen entstehen, sei es, daß durch Endomitose polyplioide Kerne (Geitler 1941) resultieren oder bei Nichttrennung der Chromosomenspalthälften (Chromonemata) Kerne mit polymeren (G. Hertwig 1931) oder polytären (H. Bauer 1935, 1952), Chromosomen sich bilden.
3. Die multiple Succedanteilung ohne Zwischenwachstum (G. Hertwig 1931), wodurch aus größeren kleinere Kernklassen entstehen, wobei die polyploiden Chromosomensätze an Zahl wieder reduziert (somatische Reduktionsteilung, Berger 1938) oder die polymeren Chromosomen wieder wenigerwertig werden.

Auf die seltene Ausnahme, daß aus einem Kern einer höheren Verdopplungsklasse durch eine einzige Teilung Kerne nicht der nächstniederen, sondern einer viel kleineren Hauptklasse entstehen, kann hier nur hingewiesen werden. Solche Fälle finden sich besonders bei der Bildung der Geschlechtszellen, wo der Oozytenkern kleine Richtungskörper und Eivorkerne bildet, und

bei einigen Spermatozyten, wo durch 2 Reifeteilungen nicht Spermidenkerne von $\frac{1}{4}$, sondern von $\frac{1}{16}$ Volumen (Wermel 1935) entstehen. Auch die Beobachtungen von Schrader (1950) bei den dimegalen Samenbildungszellen von Arvelius sind hier anzuführen.

Wenn wir von diesen noch ungeklärten Fällen abssehen, so läßt sich die Entstehung der normalen Verdoppelungsklassen auf dem Boden der Heidenhainschen Protomerentheorie durch die von Jacobj schon 1925 ausgesprochene Hypothese des rhythmischen Kernverdoppelungswachstums am besten erklären, die G. Hertwig (1943) folgendermaßen formuliert hat.

„Die normalen Kernverdoppelungsklassen entstehen durch ein echtes Verdoppelungswachstum des für jedes vielzellige Individuum spezifischen Elementarquantums, an dem primär die Verdoppelung des Genoms, das wahrscheinlich allein ein autonomes Wachstum besitzt, und sekundär und in Abhängigkeit von ihm die Verdoppelung des paraplasmatischen Chromosomenmaterials und der übrigen paraplasmatischen Kernbestandteile, wie Kernsaft, beteiligt sind.“

Zur Erklärung der Zwischenklassen hat G. Hertwig 2 Deutungsversuche 1939 veröffentlicht.

Der erste stellt sich ganz auf den Boden der Verdoppelungshypothese durch echtes Wachstum mit der Annahme, daß bei dem Verdoppelungsschritt der diploiden Kerne sich in diesem Fall nur der eine, sei es der mütterliche oder der väterliche Kernanteil, verdoppelt hat, und daß so aus dimeren trimere, aus tetrameren hexamere Kerne mit dem dreifachen bzw. sechsfachen Kernvolumen entstehen.

Der zweite Deutungsversuch der Zwischenklassen knüpft an Beobachtungen von Boveri und Herbst an, daß beim Seeigel nicht das Volumen, sondern die Oberfläche der Kerne proportional der in ihnen enthaltenen Chromosomenzahl ist. Herbst (1914) schreibt hierüber: „es scheint, daß es abgesehen von der Kernvergrößerung, welche einer Teilung vorausgeht, noch eine andere gibt, welche mit letzterer nichts zu tun hat und welche so weit gehen kann, daß nicht mehr die Kerninhale, sondern die Kernoberflächen der Chromatinmenge proportional sind.“ G. Hertwig verallgemeinert diese Hypothese, die zunächst nur zur Deutung eines Spezialfalles aufgestellt war, und nimmt an „daß jeder Kern einer beliebigen normalen Klasse wahrscheinlich unter dem

Einfluß gesteigerter funktioneller Beanspruchung die Fähigkeit hat, sich so weit zu vergrößern, daß nicht mehr sein Volumen, sondern seine Oberfläche gegenüber dem Kern der nächstniederen Klasse verdoppelt ist". Im Gegensatz zur ersten Hypothese beruht bei dieser Oberflächenhypothese die zur Zwischenklasse führenden Volumenvergrößerung des Zellkernes auf einem unechten Wachstum durch Aufnahme von paraplasmatischem Material aus dem Zelleib.

Durch die Beobachtungen von G. Hertwig (1943) und I. Weiss (1954) an triploiden und haploiden Froschlarven ist die Entscheidung zugunsten der zweiten Hypothese gefallen. Sie konnten nachweisen, daß bei triploiden und haploiden Larven sich auch Zwischenklassen finden und zwar je eine zwischen 2 Hauptklassen mit dem Volumen $1 \times \sqrt{2}$. Wäre die erste Hypothese richtig, so müßten sich bei den haploiden Larven keine Zwischenklassen, bei den triploiden Larven 2 Zwischenklassen zwischen den Hauptklassen finden. Darüber hinaus hat I. Weiss gefunden, daß bei 11 Tage alten Froschlarven die Kerne des Fasciculus opticus um eine halbe Klasse größer sind als die Kerne desselben Organes bei einer 5 Tage älteren Larve. In der Zwischenzeit hat das Volumen der Kerne um die Hälfte abgenommen. Dies kann aber nur durch Flüssigkeitsabgabe erfolgt sein, da eine Mitose in der Zwischenzeit nicht mehr stattgefunden hat. I. Weiss (1954) gelang es auf diese Weise auch festzustellen, welches die Haupt- und welches die Zwischenklassen sind.

IV. Die Faktoren, welche die Bildung der verschiedenen Kernklassen ursächlich bedingen

Nachdem so der Mechanismus der Bildung der verschiedenen Kernhaupt- und Zwischenklassen im großen ganzen uns geklärt erscheint, fragen wir nunmehr nach den Ursachen der Bildung der verschieden großen Kernklassen. Wir kommen auf Grund des vorliegenden bereits umfangreichen, aber bisher noch ungenügend ausgewerteten Forschungsmaterials zu folgenden Vorstellungen:

1. Die Kerngrößen sind abhängig von der Zahl der Chromosomensätze, d. h. genombedingt. Das Genom wirkt sich unmittelbar auf das Kervolumen aus, indem es das Elementarquantum bestimmt. Dabei ist das Kervolumen der Zahl der in den Kernen enthaltenen Genome bzw. ihrer Wertigkeit direkt

proportional. Natürlich können beim Vergleich z. B. haploider und diploider Individuen nur sich entsprechende Kernklassen gegenübergestellt werden, wie die Untersuchungen namentlich von I. Weiss (1954) bei haploiden Krötenlarven gezeigt haben. Bemerkenswert ist, daß die im befruchteten Ei durch das Genom fixierte Kerngröße nicht aufreguliert wird. So bleibt z. B. ein diploider Samenkern im haploidkernigen Ei diploid und ein haploider Samenkern im diploiden Ei haploid.

2. Die Kerngrößen der einzelnen Organe sind erblich festgelegt, indem Gene auf dem Wege über die Kernklassen das Kernvolumen bestimmen. So ist es im wesentlichen genbedingt, wenn im männlichen Individuum die Spermiozytenkerne eine geringere Wachstumsintensität aufweisen als beim weiblichen Geschlecht die um mehrere Kernklassen größeren Oozytenkerne. Gene spielen auch eine Rolle, wenn nach einer Aufstellung von Freerksen (1933) die urodelen Amphibien besonders große, die Säuger, Anuren und Knorpelfische mittelgroße, die Sauropsiden und Knochenfische kleine Kerne zum Aufbau ihrer Organe verwenden. Auch die charakteristischen Unterschiede der Kernvolumina identischer Gewebs- und Organzellen, welche sich beim Vergleich von nahe verwandten Arten finden, sind ebenfalls im wesentlichen genbedingt.

So benutzen z. B. die Kreuzkröten nach den Angaben von Freerksen (1933) in ihrer Leber Kerne als Regelklasse, die um eine Kernklasse niedriger sind als die der Erdkröte. Die Zellkerne des Kaninchens und die des Meerschweinchens sind in den meisten Organen klassengleich. Dagegen sind die Samenbildungszellen der verschiedenen Entwicklungsstadien um eine Kernklasse beim Kaninchen kleiner als beim Meerschweinchen (Freerksen, 1933).

Bei einem Vergleich der Kerngrößen von somatischen und generativen Zellen bei Maus und Ratte fand G. Hertwig (1931), daß die Volumina der somatischen Kerne und ebenso die Kerne der Spermatogonien untereinander fast gleich sind, daß aber in der Wachstumsperiode der Samenbildungszellen die Spermiozyten der Ratte genau um einen Verdoppelungsschritt weiterwachsen als diejenigen der Maus. Deshalb sind die Spermiozyten, die Prä-spermiden und die Spermiden der Ratte im Vergleich zur Maus dimegal, d. h. doppelt so groß.

Dieser Befund von G. Hertwig ist von H. Kretschmann (1954) durch genaue variationsstatistische Untersuchungen vollauf bestätigt worden.

3. Die Kerngrößen sind umweltsbedingt. Auch hier wirken die Umweltfaktoren auf dem Wege über die Kernklassen.

Wenn in einem monoecischen bzw. hermaphroditen vielzelligen Organismus sowohl die Spermiozyten- als auch die durch mehrfache Volumenverdoppelung größeren Oozytenkerne entstehen, so ist hier das verschieden intensive Kernwachstum in der Wachstumsperiode nicht wie bei den getrennt geschlechtlichen Organismen gen- sondern umweltsbedingt. Die verschiedene Lage zum „Ganzen“, der Ort ihrer Entwicklung entscheidet über die Intensität des Verdoppelungswachstums.

Was hier an den Beispielen der generativen Zellen sich leicht nachweisen läßt, gilt ebenso für die Bildung der verschiedenen großen Kernklassen der somatischen Zellen. Ob die Mitosebereitschaft nach beendetem Verdoppelungswachstum zu einer effektiven Mitose führt und somit in der Kernklassenhöhe keine Veränderung eintritt, oder ob durch eine oder wiederholte Endomitosen höhere Kernklassen gebildet werden, wie namentlich bei den nicht mehr durch Zellenvermehrung wachsenden Dauer geweben, z. B. des Nervensystems, das entscheiden Umweltfaktoren. Ihre meist komplexe Natur, wobei eventuell Hormone auch eine Rolle spielen, ist noch nicht im einzelnen analysiert worden.

Aber bei den folgenden Beispielen sind die Verhältnisse gut zu übersehen. Das Schicksal der beiden identischen Tochterkerne, die bei der 2. Reifeteilung des Eies entstehen, gestaltet sich ganz verschieden. Der eine Tochterkern, der in den durch inäquale Plasmateilung gebildeten zweiten Richtungskörper zu liegen kommt, bleibt klein. Der andere, im Ei mit seinem großen Vorrat an kernplasmabildenden Stoffen gelegene Kern wächst dagegen zu dem großen weiblichen Vorkern heran. Daß es sich bei diesem Wachstum um ein echtes durch mehrfache Volumenverdoppelung handelt, hat G. Hertwig (1932) an den dimegalen Eiern von *Dinophilus* nachgewiesen.

Bei dem Wurm *Dinophilus* gibt es 2 Sorten von Eizellen, große weibchenbestimmende und kleine männchenbestimmende. Diese Dimegalie ist umweltsbedingt und kommt dadurch zustande, daß in den Weibcheneiern nicht nur mehr Dotter gebildet wird, son-

dern daß die Oozytenkerne der Weibcheneier am Ende der Wachstumsperiode ein viermal so großes Volumen besitzen wie diejenigen der kleinen Männcheneier, wie die Abbildungen von N a c h t s h e i m (1920), die in dem Vortrag von G. H e r t w i g (1932) in Originalgröße reproduziert sind, zeigen. Auf diesen sieht man ferner, daß die größeren Oozytenkerne auch ihrem Volumen entsprechend größere Chromosomen und Nucleolen besitzen. Somit ist also auch für die Oozytenkerne ein den Spermiozytenkernen analoges rhythmisches Wachstum durch mehrfache Volumenverdoppelung und echtes Wachstum nachgewiesen. Dieselben Größenunterschiede zeigen sich nun auch wieder in den weiblichen Vorkernen der reifen Eier kurz vor der ersten Teilung. Nachdem der Eikern beide Reifeteilungen durchgemacht und dabei kleine Ei- und Richtungskörperkerne gebildet hat, wächst der haploide Eikern im Ei wieder heran und wird im Weibchenei viermal so groß wie im Männchenei. Daß es sich hier um ein echtes Wachstum und nicht um ein Wachstum allein durch Kernsaftaufnahme handelt, zeigen wiederum die Abbildungen von N a c h t s h e i m . Bei ihnen sind die mütterlichen Vorkerne im Übergang der Prophase zur Metaphase zu sehen. Sie bestehen aus je 10 Karyomeriten entsprechend den 10 Chromosomen, welche durch ihre Größe (augenscheinliches Volumenverhältnis 4 : 1) sich deutlich unterscheiden. Jeder Karyomerit enthält einen Nucleolus, dessen Größe der verschiedenen Größe der Karyomeriten proportional ist.

An diesem Beispiel läßt sich nun auch das rhythmische Verdopplungswachstum der Spermakerne im Ei nachweisen. Im Gegensatz zu der Dimegalie der Keimzellen im weiblichen Geschlecht gibt es bei Dinophilus nur eine Sorte Samenfäden, welche schon am Anfang der Wachstumsperiode in die Oozyten eindringen. Aber trotzdem die Spermakerne zunächst unter sich gleich groß sind, ist bei der ersten Furchungsteilung das Volumen des Spermakernes in den größeren Weibcheneiern augenscheinlich, wie man auf den Abbildungen von N a c h t s h e i m sieht, viermal so groß als bei den Männcheneiern. Durch dieses zusätzliche zweimalige Verdopplungswachstum der Spermakerne ist, wie G. H e r t w i g in seinem Vortrag ausführt, die quantitative Äquivalenz der beiden Vorkerne, die ja für die Genetik eine unbedingte Voraussetzung ist, hergestellt worden. In Verallgemeinerung dieses Einzelbefundes bestimmt also nach der Ansicht von G. H e r t w i g „das

Ei bzw. die Größe des Eikernes das Ausmaß dieses proportional nach der Verdoppelungsregel erfolgenden Spermakernwachstums, das also nicht nur ein Aufquellen durch Flüssigkeitsaufnahme, sondern z. T. wenigstens ein echtes Wachstum ist. Erst dann erfolgt die Furchungsteilung, wenn durch echtes Wachstum die etwaigen durch Klassenunterschiede bedingten verschiedenen Volumina der beiden Vorkerne ausgeglichen und auf diese Weise die quantitative Äquivalenz des väterlichen mit dem mütterlichen Kern hergestellt ist. Da nun der Furchungskern meistens einer sehr hohen Kernklasse angehört, aus dem vielwertige (polymere) und entsprechend sehr große Chromosomen sich bilden, die dann durch multiple Succedanteilungen bei der Furchung wieder mehrfach halbiert werden (durch volumetrische Untersuchungen bei der Furchung des Mäuseeies 1939 von G. Hertwig bewiesen), so ist sowohl für den Ei- wie für den Samenkern Gelegenheit zu diesem aufeinander abgestimmten echten Wachstum gegeben.

Für ein echtes Wachstum des Samenkernes nach dem Eindringen des Eies sprechen auch die starken färberischen Wandlungen des Kernes, wie die verschieden intensive Färbung mit Methylgrün, die Retzius (1911) schon genauer beschrieben hat und die mit einer Annahme eines Aufquellens des Spermakerns durch bloße Wasseraufnahme nicht harmonieren.

Als weiterer Umweltfaktor, der die Kerngröße beeinflußt, ist festgestellt bei Froschlarven die verschiedene Temperatur, bei der sie gezüchtet wurden (nach G. Hertwig [1941] werden in der Kälte in der Leber mehr Kerne der größeren, in der Wärme mehr Kerne der kleineren Kernklasse gebildet).

An dieser Stelle sind ferner zu nennen die erfolgreichen Versuche, durch Mitosegifte, wie das Colchicin, die Kernteilung zu verhindern und so polyploide Kerne zu gewinnen.

Als Umweltfaktor stellt sich schließlich noch die verschieden intensive funktionelle Beanspruchung dar, die zu dem funktionalen Kernödem (nach Benninghoff, 1949), d. h. zur Bildung von höheren Zwischenklassen durch unechtes Wachstum mit vermehrter Flüssigkeitsaufnahme führt.

V. Die Ergebnisse der Krötenbastardierungsversuche im Licht dieser neuen Forschungsergebnisse und andere Deutungsmöglichkeiten

Nachdem wir so die Ergebnisse der quantitativen Zytologie, soweit sie hier wesentlich sind, dargelegt haben, wollen wir nun-

mehr in ihrem Lichte die Kernvolumenverhältnisse der Erd- und Wechselkröte und ihre Bastards betrachten.

G. Hertwig hatte 1930 angenommen, daß die beiden Elternarten sich in allen vergleichbaren Kernklassen wie 2:1 verhalten, die Größenunterschiede also wie bei einer Gigasrasse im Vergleich zur Normalrasse genombedingt sind. Ebenso wahrscheinlich, wenn nicht wahrscheinlicher ist aber die Annahme, daß vergleichbar den Verhältnissen von Ratte und Maus bzw. Meerschweinchen und Kaninchen nur einige Zellarten, bei den Kröten die roten Blutkörperchen, die Samenfäden und die Eizellen bei der Wechselkröte um eine Klasse kleiner sind als bei der Erdkröte, daß also ein Fall von genbedingter Dimegalie vorliegt.

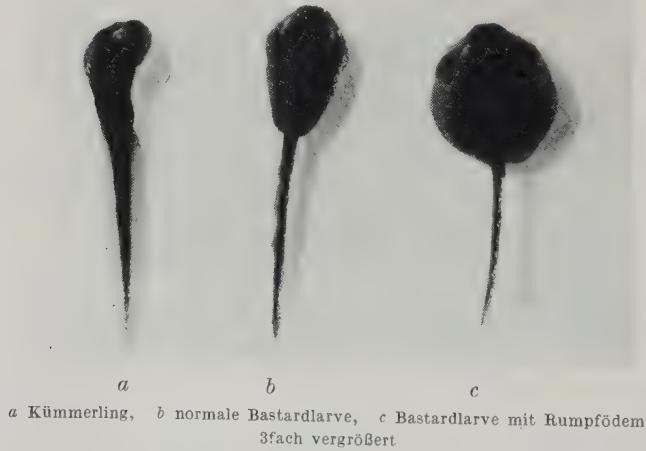
Die im folgenden zu schildernden vergleichenden Kernmessungen der beiden Krötenarten ergeben tatsächlich, daß diese zweite Annahme die richtige ist. Dann ist es aber, wenn wir das Beispiel von *Dinophilus* verallgemeinern, durchaus möglich, daß die um eine Kernklasse kleineren Samenkerne der Wechselkröte sich in dem größeren Erdkrötenei zu der Größe der Erdkrötensamenfäden aufregulieren und nicht, wie G. Hertwig annahm, um eine Kernklasse kleiner bleiben. Das Argument, das G. Hertwig für diese nach seiner Meinung nicht erfolgte Aufregulierung anführte, nämlich die intermediäre Kern- und Zellgröße der Bastardlarven, ist nicht absolut stichhaltig, denn die intermediäre Größe der roten Blutkörperchen des Bastards kann ebenso gut genbedingt sein; und zur Deutung der intermediären Bastardkerngröße der Zellen des *Ganglion retinae* und der *Medulla oblongata*, die G. Hertwig zu seinen Messungen benutzt hat, könnte man die zwar nicht sehr plausible Erklärung geben, daß der Bastard zum Aufbau dieser Organe nicht die Hauptklasse, sondern die nächstniedere Zwischenklasse benutzt. Allerdings würden bei dieser Annahme auch die quantitativen Grundlagen für die von G. Hertwig gegebene Deutung des verschiedenen Ausfallen der reziproken Krötenkreuzungen entfallen. Das entscheidende Argument zugunsten der einen oder der anderen Hypothese können aber wieder nur ausgedehnte vergleichende, sich dabei der volumetrischen variationsstatistischen Methode bedienende Kernmessungen an den Eltern und ihren Bastarden liefern.

Die Ergebnisse dieser quantitativen Kernmessungen sollen nunmehr geschildert werden.

a) Material und Methodik

Als Material zu den Kernmessungen wurden Larven der Erdkröte und der Wechselkröte sowie des Bastards Erdkröte ♀ × Wechselkröte ♂ benutzt, die, durch künstliche Besamung gewonnen, sich im Zimmeraquarium entwickelten und auf verschiedenen Stadien in Bouin fixiert wurden. Da die Laichzeit der Erdkröte meist schon abgeschlossen ist, wenn die Wechselkrötenmännchen aus ihren Winterquartieren erscheinen, so ist es zweckmäßig, schon im Herbst gefangene Wechselkrötenmännchen im kalten Raum bei ca. 0° überwintern zu lassen, um sie rechtzeitig zur künstlichen Bastardierung zur Verfügung zu haben.

Die Kreuzbefruchtung gelingt fast 100%ig bei monospermer Besamung. Doch treten schon bei der Gastrulation vereinzelt zum frühzeitigen Absterben führende Mißbildungen auf. Wie G. Hertwig ferner schon 1930 beschrieben hat, ist bei den Bastarden zunächst der Entwicklungsablauf infolge verzögter Dotterverarbeitung im Vergleich zu den Kontrollen verlangsamt. Erst nach dem Beginn der Nahrungsaufnahme werden diese Unterschiede wieder ausgeglichen; doch macht sich nunmehr häufig bei den Bastarden eine oedematöse Auftriebung des gesamten Rumpfes bemerkbar, die in ihrer Intensität in den von verschiedenen Eltern gewonnenen Kulturen stark schwankt und bei starker Ausprägung zum frühzeitigen Tode führt (Abb. 1 c).



a Kümmerling, b normale Bastardlarve, c Bastardlarve mit Rumpfödem
3fach vergrößert

Abb. 1

Andere Bastardlarven bleiben ausgesprochene Kümmerlinge und sterben ebenfalls vor der Metamorphose ab (Abb. 1a). Die Entwicklung von Zwergen, die, wie Kernmessungen ergaben, haploidkernig, also falsche Bastarde waren, ist sehr selten, wurde von G. Hertwig schon 1930 beschrieben und konnte von uns in ganz wenigen Fällen bestätigt werden. Ebenso selten, aber typisch ist das Auftreten von „Weißlingen“ in den Bastardkulturen, die bei reinen, als Kontrollen gezüch-

teten Erdkrötenlarven bisher nie beobachtet wurden. Dagegen sind einige Weißlinge bei in der Nähe von Halle gefangenen reinen Wechselkrötenlarven von uns gefunden worden.

Die Weißlingsbastardlarven, die stark kontrahierte Melanophoren besitzen, was auf eine Hypophysenstörung hinweist, kamen nicht zur Metamorphose und ließen sich über ein Jahr im Aquarium weiterzüchten. Bei einer von ihnen, die ein Alter von $\frac{3}{4}$ Jahren erreicht hatte, entwickelte sich ein Chordom, das von G. Hertwig 1953 beschrieben worden ist, der in seiner Arbeit auf die Bastardierung als eine mögliche Mitursache der Tumorbildung hinweist.

Die Metamorphose beginnt bei den reinen Erdkrötenlarven und den Bastarden fast gleichzeitig, zieht sich aber bei den Bastardlarven viel länger hin, und die metamorphosierten Bastarde sind anfangs viel weniger lebenstüchtig als die Kontrollen.

Trotz dieser Schwierigkeiten gelang es Herrn K. Freyse dank seiner großen züchterischen Erfahrung in der Aufzucht von jungen Amphibien, eine größere Anzahl von Tieren über das kritische Stadium der Metamorphose hinaus zu züchten. Die Bastarde aus den Jahren 1952 und 1953 haben sich zu kräftigen, fast ganz erwachsenen Tieren entwickelt, die durch ihre grünen Hautflecken die Erbcharaktere des Vaters zur Schau tragen, aber, nach einigen Proben zu urteilen, steril sind. Diese erwachsenen Bastarde lieferten auch das Blut für die von uns ausgeführten Zellmessungen an den roten Blutkörperchen.

Die zu den Kernmessungen benutzten Larven entstammen teilweise dem Versuchsmaterial des Jahres 1930, das G. Hertwig schon zu seinen allerdings nicht variationsstatistisch gesicherten Kernmessungen benutzt hatte. In den Jahren 1941—1943 wurden von G. Hertwig an diesem Material bereits umfangreiche Kernmessungen ausgeführt und die Ergebnisse tabellarisch und kurvenmäßig zusammengestellt. Durch Kriegseinwirkung wurde das Schnittmaterial sowie die Zeichnungen der Zellkerne vernichtet, dagegen konnten die Tabellen und Kurven gerettet und von uns im folgenden benutzt werden. Weitere Kernmessungen wurden an Bastarden und Kontrollen, die von uns in den Jahren 1952 bis 1954 gezüchtet wurden, angestellt. Sie wurden in Bouin fixiert und unter möglichst übereinstimmenden Bedingungen durch Methylbenzoat und Paraffin eingebettet, in $10\ \mu$ dicke Schnitte zerlegt und mit Haemalaun-Eosin gefärbt; denn für die Messungsergebnisse ist die gleichmäßige Vorbehandlung des Materials von ausschlaggebender Bedeutung. Deshalb können auch die Messungsergebnisse an dem Material von 1930, trotzdem auch hier die Bouin'sche Fixierung angewandt wurde, nicht ohne weiteres mit unseren Ergebnissen an dem Material von 1952/54 verglichen werden.

Ein direkter Vergleich ist auch schon dadurch ausgeschlossen, daß G. Hertwig 1941 seine Messungen bei 1500facher Vergrößerung anstellte, wir dagegen bei unseren Messungen eine Vergrößerung von ca. 1750fach benutzten. Dieser Vergrößerung liefert uns die Benutzung des Lumipan-Mikroskops von Zeiss mit 90facher Objektivvergrößerung und

10facher Okularvergrößerung, wobei das Bild mit dem Abbée'schen Zeichenapparat in Tischhöhe entworfen wird.

Bezüglich der Einzelheiten der angewandten Methodik der Kernmessungen mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates sei auf die ausführlichen Angaben von G. Hertwig (1941) hingewiesen. Hier sei nur kurz erwähnt, daß von jedem Objekt mindestens 100, wenn nötig aber erheblich mehr Kerne gezeichnet wurden. Von jedem gezeichneten Kern wurden dann mit dem Zirkel der längste und der darauf senkrecht stehende Durchmesser genommen und fortlaufend auf einer Geraden aufgetragen. So wurde für die variationsstatistische Tabellierung für jeden einzelnen Kern der doppelte Durchmesser ($4r$) in cm und zugleich für sämtliche gemessenen Kerne einer Klasse die Summe aller doppelten Durchmesser gewonnen, aus der sich dann der mittlere doppelte Durchmesserwert und durch Erheben in die 3. Potenz der relative mittlere Volumenwert ($4r^3$) für den Volumenvergleich der verschiedenen Kernklassen errechnen ließ.

In den Tabellen (Seite 30—32) bezeichnet M jeweils das arithmetische Mittel der Häufigkeitsverteilungen, das mit dem Wert $4r$ fast völlig übereinstimmt. Ferner wurden die mittlere quadratische Abweichung σ sowie der mittlere Fehler σ bestimmt. M^3 ergibt folglich den aus M berechneten mittleren Volumenäquivalentwert. —

Bei den Kurvenabbildungen wurde die Anzahl der gemessenen Kerne (n) gegen den doppelten Durchmesser ($4r$) aufgetragen.

b) Vergleichende Kernmessungen bei Erdkröten und Wechselkröten

Widerlegung der „Gigashypothese“ von G. Hertwig (1930)

Die Ergebnisse der volumetrischen Messungen an den Zellkernen von Erd- und Wechselkröte lassen sich am besten an Hand der Kurvenabbildungen besprechen.

In der Abb. 2 sind die Kerngrößen-Frequenzkurven der Kerne des Fasciculus opticus und der Leber zweier verschieden alter Wechselkrötenlarven und die einer Erdkrötenlarve gegenübergestellt. Die Pfeile geben jeweils die theoretisch gefundenen Kurvenmaxima an, wobei die Buchstaben H und Z die Haupt- bzw. Zwischenklassen bedeuten, da es durch Beobachtungen am Ganglion fasciculi optici verschieden alter Krötenlarven festzustellen gelang, welche Kurvengipfel als Hauptklasse resp. Zwischenklasse anzusprechen sind (I. Weiss 1954).

Am einfachsten sind die Ergebnisse am Ganglion fasciculi optici zu überblicken, da wir es hier nur mit einer Kernklasse zu tun haben. Es zeigt sich deutlich, daß die Zellkerne von Erd- und Wechselkröte hier der gleichen Zwischenklasse angehören (vgl. Abb. 2 und Tabelle 2 a Seite 30).

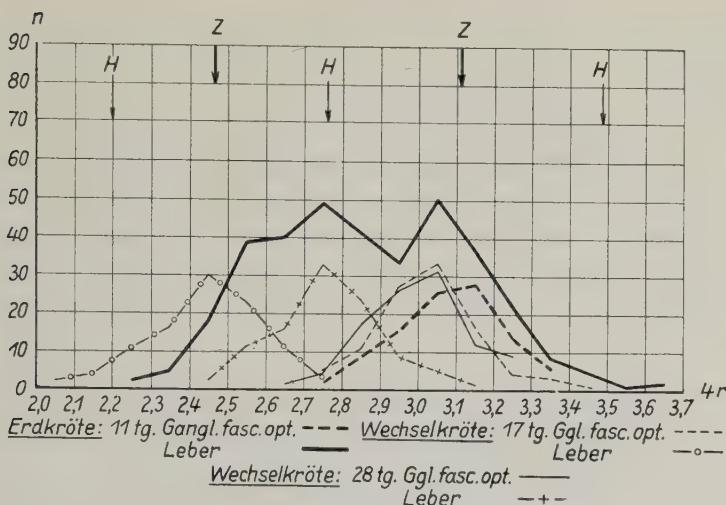


Abb. 2

Die Beurteilung der Leberkerne stößt dadurch auf Schwierigkeiten, daß bei der Erdkröte neben der Hauptklasse mit dem Gipfel um $4r = 2,75$ noch zwei Zwischenklassen, die kleinere allerdings nur angedeutet, aufgetreten sind. Die 28tägige Wechselkröte besitzt in ihrer Leber nur eine Sorte von Zellkernen, die der Hauptklasse der Erdkröte entspricht, während die 17 Tage alte Wechselkröte nur Leberkerne besitzt, die der nächstniederen Zwischenklasse angehören, einer Größenordnung, die ebenfalls bei der Erdkröte, wenn auch nur angedeutet, vorhanden ist. Es treten demnach bei den Wechselkröten keine anderen Kernklassen in der Leber auf, wenn auch eine Tendenz zur Bildung kleinerer Kernklassen deutlich wird.

Hieraus ist bereits ersichtlich, daß eine einwandfreie Beurteilung des Verhaltens der Kerngrößen verschiedener Tiere nur bei solchen Organen möglich ist, die aus einer Kernklasse aufgebaut sind. Das Ganglion fasciculi optici liefert in unserem Falle den Beweis, daß Erdkröten und Wechselkröten gleich große Zellkerne besitzen.

Das gilt nicht nur für das Larvenstadium, sondern wie die nächste Kurvenabbildung zeigt, sind auch nach der Metamorphose in diesem Organ bei beiden Krötenarten die Zellkerne gleich groß (Abb. 3 und Tabelle 3 a Seite 30).

Auf Grund unserer eben angeführten Messungen, die bei den Larven und metamorphosierten Tieren gleiche Kernklassen im

Fasciculus opticus und in der Leber ergaben, ist die Hypothese von G. Hertwig, daß die Erdkröte in allen Organen doppelt so große Kerne besitze wie die Wechselkröte, und deshalb die Erdkröte als eine Art Gigasrasse mit vergleichsweise dimeren Kernen bezeichnet werden kann, nicht mehr aufrecht zu erhalten. Vielmehr sind die regelmäßigen Zellkerngrößenunterschiede in einzelnen Organen wie beim Blut und bei den Samenbildungszellen der beiden Krötenarten genauso wie bei den in Vergleich gesetzten Kernen von Ratte und Maus folgendermaßen zu deuten:

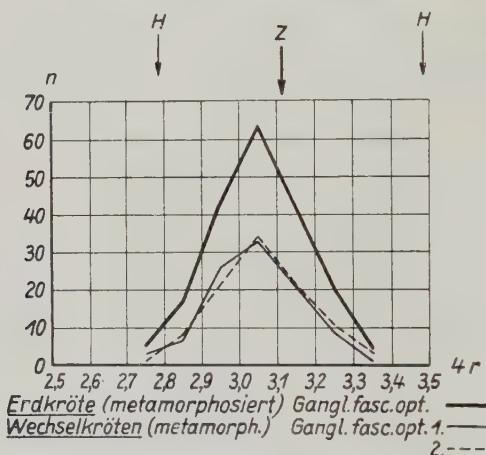


Abb. 3. Von der Erdkröte 200 Kerne, von den beiden Wechselkröten je 100 Kerne gemessen

Die Zellkerne beider Arten besitzen dasselbe genombedingte Volumen, aber die Erdkröte benutzt in einigen Organen im Vergleich zur Wechselkröte die nächsthöhere Kernklasse. Hier müssen wir noch die Ergebnisse einer Arbeit von H. Kretschmann (1955) anführen (erscheint im Morphologischen Jahrbuch Bd. 96), die besagen, daß nicht nur die ausgebildeten Samenfäden der Erdkröte größer sind als die der Wechselkröte, sondern auch die Volumina der Kerne der Spermiozyten, Präpermiden und Permidien bei der Erdkröte doppelt so groß sind wie bei der Wechselkröte, wie Kretschmann durch variationsstatistische Untersuchungen beweisen konnte.

Die verschiedene Größe der Eier (Abb. 4) zeigt an, daß offenbar auch bei der Bildung der weiblichen Geschlechtszellen der Erdkröte Kerne und Zellen einer höhern Klasse gebildet werden. Nach dem Beispiel von *Dinophilus* ist anzunehmen, daß der Kern

der Zygote, ehe er in die Furchung eintritt, bei der Erdkröte einer höheren Klasse angehört als bei der Wechselköte, daß aber am Ende der Furchung, dadurch, daß bei der Erdkröte eine oder mehrere Succedanteilungen mehr ablaufen als bei der Wechselkröte, das Volumen der Kerne einander angeglichen wird, so daß nunmehr die Larven beider Arten mit dem gleichen Kern- und Zellvolumen ihre Entwicklung beginnen. Genbedingte Ursachen führen dann dazu, daß in bestimmten Organen der Erdkröte, wie im Blut und in den Keimdrüsen, wieder höhere Kernklassen auftreten als bei der Wechselkröte.



Abb. 4. Oben Erdkröten- unten Wechselkröteneier
bei gleicher Vergrößerung

c) Vergleich der Kernklassen der Bastarde mit gleichalten Erdkrötenlarven und die sich daraus ergebenden Folgerungen

Der Kerngrößenvergleich im Ganglion nervi trigemini 14 Tage alter Erdkröten- und Bastardlarven (Abb. 5, Tabelle 5 a Seite 30) ergibt, daß die Zellkerne in beiden Fällen nur einer Kernklasse angehören, wobei jedoch das Kurvenmaximum bei dem Bastard nach links verschoben ist, so daß die Kernvolumina des Bastards sich zu denen der Erdkröte verhalten wie $33,16 : 42,9 = 77 : 100$.

Die gleiche Feststellung läßt sich bei den Kernen der Medulla oblongata treffen. Die Zellkerne gehören hier der nächstniederen Verdoppelungsklasse an, d. h., ihre Volumina verhalten sich zu denen des Ganglion N. V. wie $2 : 1$, jedoch zeigt der Vergleich von Erdkröte und Bastard wiederum das Verhältnis wie $100 : 77$.

Die Leberkerne gehören bei der Erdkröte der Kernklasse der *Medulla oblongata* an. Bei der Leber des Bastards sind die Verhältnisse insofern komplizierter als hier das Organ aus zwei Verdoppelungsklassen aufgebaut ist. Die eine entspricht genau der Kernklasse der *Medulla oblongata* des Bastards und ist somit um ein Viertel kleiner als die der Erdkröte, zusätzlich findet sich bei dem Bastard dagegen noch eine Kernklasse mit dem doppelten Volumen, die mit derjenigen des Ganglion nervi trigemini identisch ist. Durch diesen Befund ist das Kernmessungsergebnis von

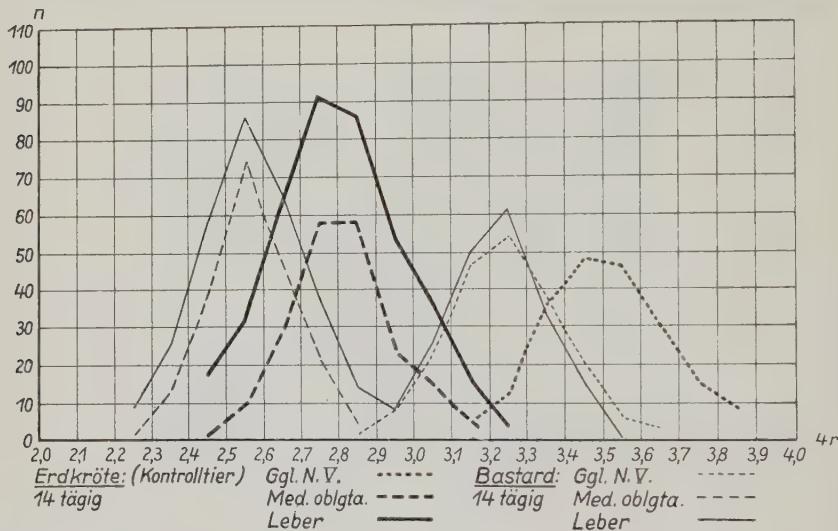


Abb. 5

G. Hertwig (1930), der beim Vergleich der Leberkerne der Bastarde mit denen der Kontrolltiere keinen wesentlichen Größenunterschied fand und dasselbe auf funktionelle Unterschiede zurückführte, eindeutig geklärt. G. Hertwig hat bei seinen nicht kurvenmäßig ausgewerteten Messungen Kerne beider Kernklassen benutzt und dadurch natürlich einen Mittelwert gefunden, der ungefähr dem Wert der einen Kernklasse bei der Erdkröte entsprach. Tatsächlich beträgt aber das Volumen der Leberkerne bei dem Bastard klassenmäßig auch nur drei Viertel von dem Volumen der Erdkrötenleberkerne, nur daß der Bastard außerdem noch Kerne der nächsthöheren Kernklasse bildet, eine Tendenz, die sich später noch bei den Bastarden deutlicher bemerkbar macht und mit der Bastardierung wahrscheinlich ursächlich verknüpft ist.

An den gleichen Larven wurden weiterhin vergleichende Messungen am Ganglion fasciculi optici sowie am Ganglion retinae vorgenommen (Abb. 6, Tabelle 6 a Seite 31). Die Kernvolumina des Fasciculus opticus entsprechen sowohl bei der Erdkröte als auch bei dem Bastard der Kernklasse der Medulla oblongata, die Kerne des Ganglion retinae dagegen sind gleichmäßig bei Erdkröte und Bastard um eine halbe Verdoppelungsklasse niedriger, so daß der relative Abstand der Kernvolumina zwischen Erdkröte und Bastard wiederum gewahrt bleibt.

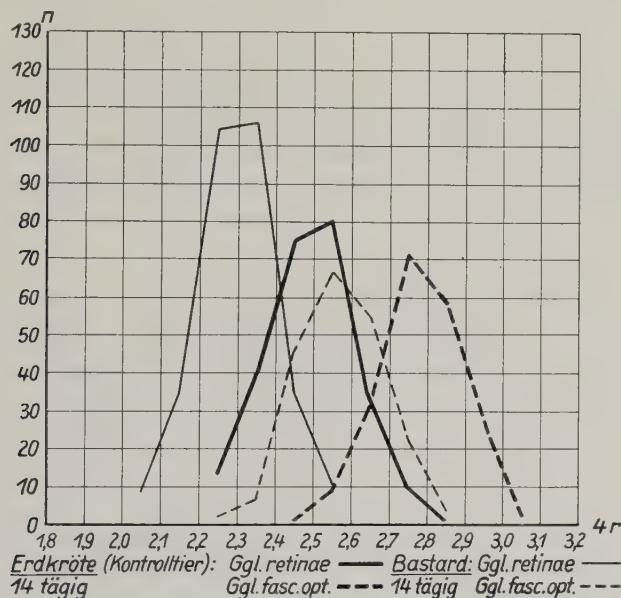


Abb. 6

Ein Vergleich der Leberzellkerne von 38- und 14-tägigen Bastarden mit denen entsprechender Kontrolltiere (Abb. 7, Tabelle 7 a Seite 31) zeigt ein deutliches Abnehmen der Kerngrößen mit steigendem Alter und zwar durchweg um eine halbe Verdoppelungsklasse, wobei bei der älteren Bastardlarve in diesem Falle in der Leber auch nur eine Kernklasse auftritt.

Die nun folgenden Kurven entstammen neueren Versuchen aus den Jahren 1952—1954. Die Kerne sind, wie bereits erwähnt, bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Abb. 8 stellt die Kerngrößen-Frequenzkurven vom Ganglion fasciculi optici 45 und 60 Tage alter Erdkröten- und Bastardlarven dar. Auch hier wird deutlich,

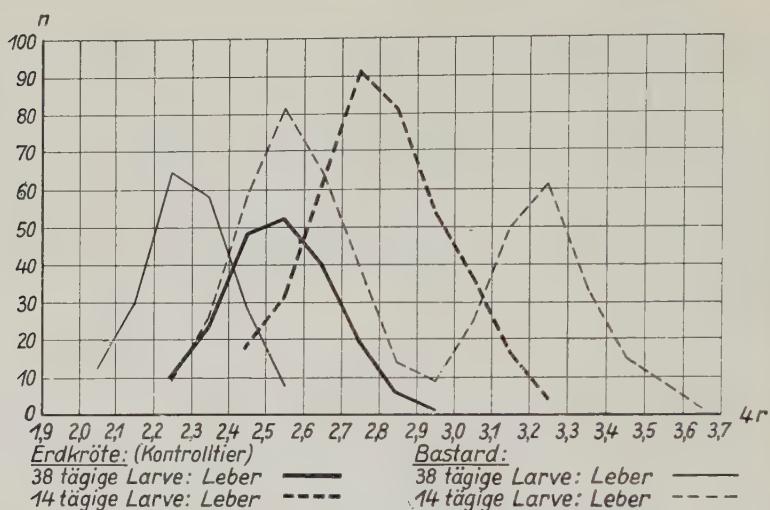


Abb. 7

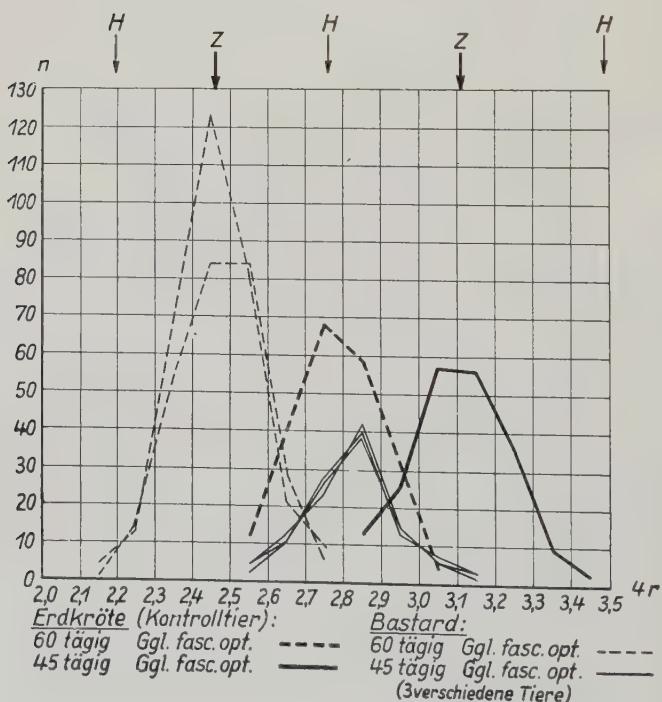


Abb. 8

daß bei der Erdkröte mit zunehmendem Alter eine Abnahme der Kerngrößen erfolgt und zwar von der Zwischenklasse auf die Hauptklasse. Bei den Bastarden sind die Kernvolumina im Verhältnis zur Kontrolllarve um eine halbe Klasse niedriger, so daß hier die Kernklasse im Fasciculus opticus der jüngeren Tiere ungefähr der Zwischenklasse der älteren Erdkrötenlarve entspricht.

Auch an den Kernen des Ganglion fasciculi optici metamorphosierter Bastarde (Abb. 9, Tabelle 9 a Seite 32), die hier zu den in Abb. 3 bereits einmal dargestellten Zellkernen von Erd- und

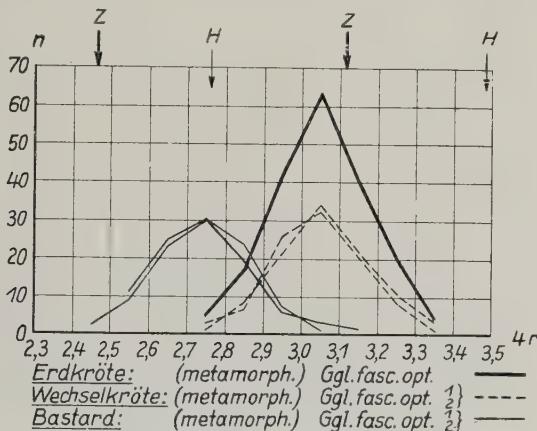


Abb. 9

Wechselkröte hinzugefügt wurden, läßt sich ersehen, daß die Bastarde gegenüber den Elterntieren kleinere Zellkerne besitzen. Das Durchschnittsvolumen der reinen Arten verhält sich in diesem Falle zu dem der Bastarde wie $28,0 : 20,3 = 100 : 73$.

In der 10. Kurvenabbildung wurde den Variationskurven der Kerngrößen des Ganglion retinae einer Kontrolllarve und einer normal großen Bastardlarve noch diejenige einer ausnahmsweise kleinen Larve aus einem Bastardierungsversuch hinzugefügt, und es zeigt sich aus der Gegenüberstellung, daß es sich bei diesem Tier um eine haploide Larve, d. h. um einen falschen Bastard handelt, bei dem eine völlige Ausschaltung des väterlichen Kernmaterials erfolgt ist, wie es in seltenen Fällen vorkommt. Zum Vergleich wurde noch die Variationskurve der Zellkerne aus dem Gangl. retinae einer haploiden Zwerglarve eingezeichnet, die aus einem Versuch stammt, wo der Samenkern durch Behandlung mit N-Lost vor der Befruchtung ausgeschaltet wurde. Die Kernvolu-

mina dieser beiden letztgenannten Larven ($4r^3 = 9,52$; $4r^3 = 9,48$) stehen zu dem des Kontrolltieres ($4r^3 = 20,76$) annähernd in einem Verhältnis wie 2:1 (vgl. Tabelle 10 a Seite 32).

Auf den Abbildungen 11 und 12 sind die Lebern 53- und 60-tägiger Bastardlarven mit den Kernen gleichhalter Kontrollarven in Vergleich gesetzt. An den Kurvenbildern ist bemerkenswert, daß da, wo erwartungsgemäß Kurvenmaxima auftreten müssen, dieselben sich auch deutlich als Gipelpunkte markieren, somit also die Kerne auch dieser Entwicklungsstadien der Leber nicht zufallsgemäß variieren. Dagegen läßt sich die bisher immer fest-

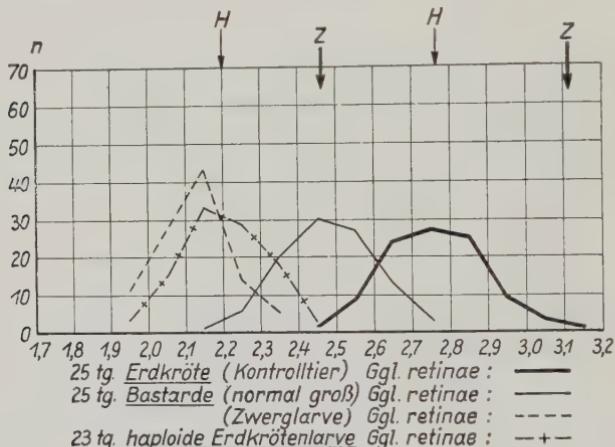
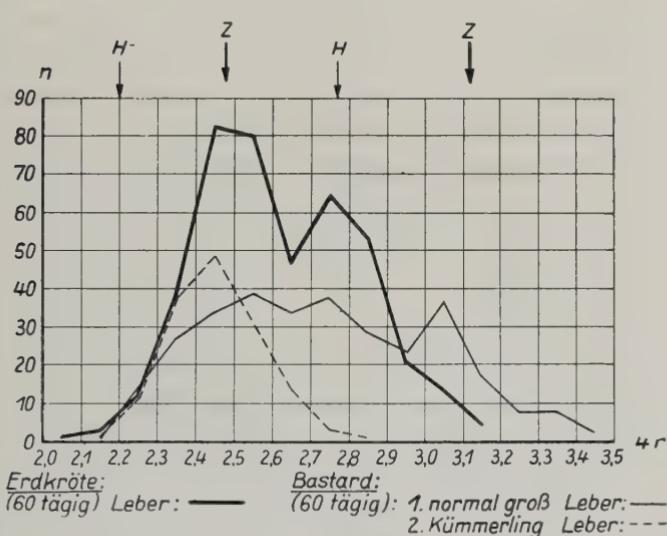
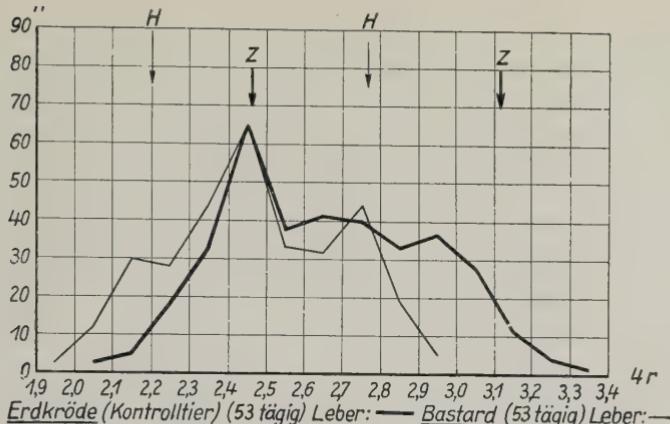


Abb. 10

gestellte Herabsetzung des Volumens der Bastardkerne um 25% nicht sicher nachweisen. Das überrascht uns nicht sehr, da selbst bei dem kurvenmäßigen Vergleich der Leberzellkerne älterer diploider und haploider Larven die hier beträchtlicheren Kernvolumenunterschiede mit dem Verhältnis von 2:1 nicht deutlich hervortreten. Die Ursache hierfür liegt in einer klassenmäßigen Aufregulierung, die bei den Haploiden besonders auch am Pankreas von I. Weiß (1954) mehrfach beobachtet wurde. Als Folge dieser Aufregulierungstendenz wurde auch das Verhältnis der Gesamtvolumenwerte der Zellkerne von Leber und Pankreas haploider Larven zu denen der diploiden zugunsten des haploiden Tieres verschoben.

Bei den auf Abb. 11 dargestellten Kurven sieht man noch eine deutliche Verschiebung der Kurven des Bastards nach links, entsprechend den kleineren Bastardkernen, bei der 12. Abbildung



fehlt auch diese. Eher läßt sich sagen, daß der Bastard größere Kerne besitzt, als das Kontrolltier. Das hängt offenbar mit der von uns schon früher festgestellten Tendenz der Bastarde zusammen, größere Kerne zu bilden als ihnen zukommt bzw. damit, daß die Bastarde das bei den reinen Arten als Regel erfolgende Kleinerwerden der Kerne mit zunehmendem Alter nicht mitmachen. Auf dieses regelwidrige Verhalten der Kerne des Bastards in bezug auf die Bildung der Kernklassen und seine möglichen ursächlichen Beziehungen zur Geschwulstbildung, hat

G. Hertwig bereits in seiner Arbeit über das Chordom bei Krötenlarven (1954) hingewiesen.

Diese Neigung, höhere Klassen zu bilden, fehlt bei der mit dargestellten Kurve (Abb. 12) einer Kümmerlarve aus dem gleichen Versuch. Hier ist nur die niedrigste Kernklasse vertreten, jedoch bietet das Auftreten ungewöhnlich kleiner Kerne bei Kümmerlingen nichts besonderes und wurde bei Hungerlarven schon mehrfach beschrieben und mit dem Nahrungsmangel in kausalem Zusammenhang gebracht (G. Hertwig 1943, H. Lack 1949).

Daß sich aber auch die Kerngrößen der erwachsenen Bastarde nicht denjenigen der Elternarten angepaßt haben, zeigt die intermediäre Größe der Erythrocyten des Bastards, die schon von G. Hertwig in seiner Arbeit 1930 angeführt wurde, und die wir durch den Vergleich von roten Blutzellen halb erwachsener Bastarde mit denen der Elterntiere bestätigen konnten. Wir gingen dabei so vor, daß wir die Erythrocyten bei 1750facher Vergrößerung aufzeichneten und ihre Fläche planimetrisch bestimmten. Dabei ergab sich bei drei Bastardtieren übereinstimmend, daß die von uns gemessenen Oberflächen der roten Blutkörperchen zwischen den Werten lagen, die wir bei den größeren Erdkröten- und kleineren Wechselkrötenblutkörperchen gefunden hatten. Da die Varianz der Erythrocyten bei den einzelnen Tieren sehr erheblich ist, reichen unsere Messungen bisher zahlenmäßig noch nicht, um sie variationsstatistisch auszuwerten, auch sind aus den Werten für die Oberfläche nicht ohne weiteres Schlüsse auf die Zell- und damit auf die Kernvolumina zu ziehen.

Wenn wir die Resultate unserer vergleichenden Kernmessungen an den Bastardlarven zusammenfassen, so haben wir, von den letztgenannten Fällen abgesehen, festgestellt, daß die Volumina der Zellkerne der Bastarde stets nur $\frac{3}{4}$ von dem der reinen Arten betragen. Das trifft sowohl zu, wenn die Kerne der beiden Elternarten Hauptklassen angehören, als auch wenn sie Zwischenklassen darstellen. Diejenigen Zellkerne, die um $\frac{1}{4}$ kleiner sind als die Hauptklassen der Erdkröte, sind demnach die Hauptklasse des Bastards und entsprechen ihrem Volumen nach etwa den Zwischenklassen der Elterntiere. Die Zwischenklassen des Bastards dagegen kommen volumenmäßig annähernd den nächst höheren Hauptklassen der reinen Arten gleich. Baut die Erdkröte ihre Haupt- und Zwischenklassen auf dem Grundvolumen 2 auf, so tut es der Bastard auf dem Grundvolumen 1,5 und es betragen

die Volumenwerte der Haupt- und Zwischenklassen bei der Erdkröte $2 - 2 \cdot \sqrt{2} - 4 - 4 \cdot \sqrt{2}$ usw., bei dem Bastard $1,5 - 1,5 \cdot \sqrt{2} - 3 - 3 \cdot \sqrt{2}$ usw.

Damit ist die von vornherein schon unwahrscheinliche Annahme, daß der Bastard an Stelle der Hauptklassen stets die nächstniederen Zwischenklassen bilde, widerlegt. Sowohl Bastard als auch Kontrolle bilden gleichermaßen Haupt- und Zwischenklassen, wobei die entsprechenden Haupt- und Zwischenklassen des Bastards immer um 25% kleiner sind, als die der reinen Arten. Damit ist bewiesen, daß die Kerne des Bastards aus zwei Genomen bestehen, die in ihren Kernklassen nicht übereinstimmen, und zwar hat sich der väterliche Samenkern mit der Kernklasse n mit dem Eikern der nächsthöheren Klasse (2n) vereinigt, wodurch „trigenomatische Kerne“ (3n) (Renner 1929) mit einem zwar diploiden Chromosomensatz entstehen, wobei aber die Chromosomen der Mutter im Vergleich zu denjenigen des Vaters doppelwertig sind. Damit ist die ursprünglich in seiner Arbeit aufgestellte Hypothese von G. Hertwig (1930) über den Gengehalt der Bastardkerne mit seinen Folgen für den verschiedenen Ausfall reziproker Kreuzungen bestätigt worden.

Anhangsweise geben wir noch kurz die Ergebnisse von Kernmessungen an einer Bastardlarve, die wie folgt gezüchtet wurde. Im Verlauf von Experimenten, die von uns im Frühjahr 1954 unter Mitwirkung von Gisela Ruhland angestellt wurden und es sich zum Ziel setzten, durch Verdoppelung des mütterlichen Genoms durch Unterdrückung der Bildung des zweiten Richtungskörpers triploide Bastarde zu erzeugen, wurden Kröteneier nach der Methode von Rostand (1934 u. 1951) $\frac{1}{4}$ Std. nach ihrer Bastardbesamung einem Temperaturschock ausgesetzt. Dadurch wurde die Bildung des zweiten Richtungskörpers verhindert, und es entstanden triploide Bastardlarven mit einem diploiden mütterlichen und einem haploiden väterlichen Kern. Eine dieser Larven, die sich auch durch besonders starkes Wachstum auszeichnete, sowie eine andere, kleinere Larve mit starkem Ödem (Abb. 13) wurden mit einer gleichalten Kontrolle am 29. Tage in Bouinscher Lösung fixiert und die Kerne des Ganglion fasc. opt. bei diesen drei Tieren gemessen (Abb. 14), außerdem noch zum Vergleich die Volumina einer sicher haploiden Larve den Kurvenabbildungen beigefügt. Die Maxima der

Kerne des stark ödematösen, offenbar nicht aufregulierten Bastards, liegen in der Mitte zwischen den Kernen des haploiden und des diploiden Kontrolltieres, dagegen sind die Kerne der



Abb. 13. a Erdkrötenkontrollarve, b Bastardlarve mit Rumpfödem.
c triploide Bastardlarve

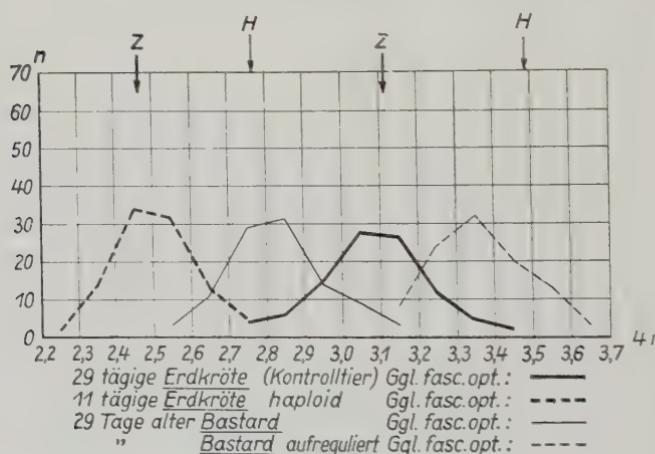


Abb. 14

triploiden Riesenlarve um $\frac{1}{4}$ einer Verdoppelungsklasse größer als die der Kontrollarve, so daß das Kurvenmaximum zwischen der Zwischenklasse und der Hauptklasse liegt. Das ist das erste Mal in unseren Versuchen, daß scheinbar noch eine weitere Zwischenklasse zwischen der gewöhnlichen Hauptklasse und der

Zwischenklasse auftritt. Dieses zunächst scheinbar unerklärliche Resultat ist aber leicht auf Grund unserer Ergebnisse zu deuten.

Die haploide Larve besitzt das Volumen $\frac{1}{2}$ der Bastard $\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = \frac{3}{2}$, die Kontrolllarve $\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$ und der aufreguläre Bastard $2 \times \frac{1}{2} = \frac{2}{2} = \frac{1}{2}$. Die theoretischen Kernvolumina verhalten sich also wie 2:3:1. Tatsächlich wurden folgende Volumina gefunden: 15.49; 22.17; 29.57; 37.43. Diese Meßungsergebnisse entsprechen so genau den theoretisch von uns erwarteten Werten daß wir darin eine Bestätigung unserer Hypothese erblicken können (Tabelle 14 a Seite 32).

VI. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse

Die beiden untersuchten Krebsarten Ruto ruto und Ruto viridis zeitzen nach variationstypischen Messungen sowohl im Larvenstadium als auch nach der Metamorphose in mehreren von uns genommenen Organen gleichgroße Kerne. Dagegen sind die Kerne der Erythrozyten und die Kerne der ♀ und ♂ Keimzellen bei der Erdkröte größer als bei der Weichselkröte und zwar wie bei den Samenbildungszellen festgestellt werden konnte doppelt so groß. Damit ist die sog. Giga-hypothese die auf der Annahme beruht daß alle Kerne der Erdkröte größer sind als die der Weichselkröte widerlegt und muß vielmehr durch die Annahme ersetzt werden daß die Erdkröte so gering von einem annähernd gleichen Elementarquantum wie die Weichselkröte zum Aufbau vielerer Organe Kernalternativen Größenordnungen bevorzugt z. B. Leber oder ausschließlich Keimdrüsen benutzt.

Die Kernvolumina des Bastards sind durchgehend in allen dar auf untersuchten Organen des Larvenstadiums und der metamorphosierten Tiere um ein Viertel kleiner als die Kerne der beiden Elterntiere. Dieses kleinere Volumen der Bastardkerne kommt dadurch zustande daß bei der Befruchtung der Ei- und Samenzellen im Augenblick ihrer Vereinigung nicht gleichen Kernalternativen angetreten sondern daß der mütterliche Gametenkern das doppelte Volumen besitzt wie der väterliche. Eine Angleichung der Kernvolumina findet bei den Bastarden weder vor der Vereinigung der Vorkerne noch durchaus möglich wäre noch nachher eine auf späteren Stadien wahr. Hier wäre diese Verdopplung nur denkbar wenn sich zwischen zwei Mitosen nur das kleinste freigesetzte Verhältnis befindet unabhängig von

Tabelle 2 a

			4r	4r ³	M	M ³	σ	σ_M
Erdkröte	11tägig	Ggl. fasc. opt.	308,5 : 100 = 3,085	29,36	3,08	29,25	$\pm 0,1376$	0,01376
Wechselkröte	17tägig	Ggl. fasc. opt.	301,5 : 100 = 3,015	27,4	3,023	28,2	$\pm 0,1329$	0,01329
	Leber		244,7 : 100 = 2,45	14,7	2,446	14,62	$\pm 0,1469$	0,01469
	28tägig	Ggl. fasc. opt.	298,6 : 100 = 2,986	26,6	3,004	27,1	$\pm 0,1292$	0,01292
	Leber		275,0 : 100 = 2,75	20,8	2,769	21,21	$\pm 0,136$	0,0136

Tabelle 3 a

			4r	4r ³	M	M ³	σ	σ_M
Erdkröte	metamorphosiert	Ggl. fasc. opt.	607,6 : 200 = 3,038	28,037	3,049	28,36	$\pm 0,1245$	0,00898
1. Wechselkr.	metamorphosiert	Ggl. fasc. opt.	302,1 : 100 = 3,021	27,55	3,043	28,17	$\pm 0,118$	0,0118
2. Wechselkr.	metamorphosiert	Ggl. fasc. opt.	305,3 : 100 = 3,053	28,45	3,063	28,73	$\pm 0,121$	0,0121

Tabelle 5 a

			4r	4r ³	M	M ³	σ	σ_M
Erdkröte	14tägig	Gangl. N. V.	701,3 : 200 = 3,5065	42,9	3,5085	43,1	$\pm 0,1577$	0,01115
		Medulla obl.	557,8 : 200 = 2,789	21,69	2,806	22,1	$\pm 0,135$	0,00954
	Leber		1116,1 : 400 = 2,79	21,72	2,80375	22,09	$\pm 0,1738$	0,00869
Bastard	14tägig	Gangl. N. V.	643,4 : 200 = 3,217	33,16	3,22395	33,98	$\pm 0,1511$	0,01068
		Medulla obl.	513,0 : 200 = 2,565	16,89	2,5665	16,89	$\pm 0,11410$	0,00806
	Leber		768,8 : 300 = 2,563	16,83	—	—	—	—
	641,2 : 200 = 3,206			32,94	—	—	—	—

Tabelle 6a

			4r	4r ³	M	M ³	σ	σ_M
Erdkröte	14tägig	Ggl. fasc. opt.	554,9 : 200 = 2,775	21,37	2,718	20,05	$\pm 0,1068$	0,00755
		Gangl. retinae	626,3 : 250 = 2,505	15,6	2,4952	15,5	$\pm 0,1154$	0,00729
Bastard	14tägig	Ggl. fasc. opt.	513,4 : 200 = 2,567	16,93	2,569	16,9	$\pm 0,1071$	0,00757
		Gangl. retinae	688,9 : 300 = 2,296	12,2	2,398	13,77	$\pm 0,1018$	0,0587

Tabelle 7a

			4r	4r ³	M	M ³	σ	σ_M
Erdkröte	38tägig	Leber	504,9 : 200 = 2,52	16,04	2,539	16,38	$\pm 0,142$	0,01004
	14tägig	Leber	1116,1 : 400 = 2,79	21,72	2,80375	22,09	$\pm 0,1738$	0,00869
Bastard	38tägig	Leber	455,7 : 200 = 2,279	11,85	2,291	12,0	$\pm 0,1154$	0,00816
	14tägig	Leber	768,8 : 300 = 2,563	16,83	—	—	—	—
			641,2 : 200 = 3,206	32,94	—	—	—	—

Tabelle 8a

			4r	4r ³	M	M ³	σ	σ_M
Erdkröte	45tägig	Ggl. fasc. opt.	621,5 : 200 = 3,1075	30,018	3,1063	30,0	$\pm 0,1246$	0,00887
	60tägig	Ggl. fasc. opt.	554,0 : 200 = 2,77	21,37	2,7852	21,6	$\pm 0,1104$	0,00761
Bastarde	45tägig	Ggl. fasc. opt.	1. 282,4 : 100 = 2,824	22,5	2,818	22,4	$\pm 0,1541$	0,01541
	2.	281,5 : 100 = 2,815	22,29	2,826	22,6	$\pm 0,1145$	0,01145	
	3.	281,6 : 100 = 2,816	22,32	2,82	22,41	$\pm 0,1192$	0,01192	
	60tägig	Ggl. fasc. opt.	1. 668,5 : 270 = 2,476	15,17	2,477	15,2	$\pm 0,10995$	0,00669
	2.	789,2 : 320 = 2,46	14,9	2,464	15,0	$\pm 0,1078$	0,00601	

Tabelle 9 a

			4r	4r ³	M	M ³	σ	σ_M
Erdkröte	metamorph.	Ggl. fasc. opt.	607,6 : 200 = 3,038	28,01	3,0489	28,36	$\pm 0,1245$	0,00898
	Wechselkröte	Ggl. fasc. opt.	1. 302,1 : 100 = 3,021	27,55	3,043	28,17	$\pm 0,118$	0,0118
Bastarde	metamorph.	Ggl. fasc. opt.	2. 305,3 : 100 = 3,053	28,45	3,063	28,73	$\pm 0,121$	0,0121
	metamorph.	Ggl. fasc. opt.	1. 273,3 : 100 = 2,733	20,34	2,747	20,71	$\pm 0,1217$	0,01217
			2. 273,0 : 100 = 2,73	20,3	2,743	20,7	$\pm 0,1138$	0,01138

Tabelle 10 a

			4r	4r ³	M	M ³	σ	σ_M
Erdkröte	25tägig	Ggl. retinae	275,1 : 100 = 2,751	20,76	2,758	20,8	$\pm 0,1322$	0,01322
	25tägig							
Bastard	norm. groß	Ggl. retinae	249,2 : 100 = 2,49	15,43	2,477	15,2	$\pm 0,1204$	0,01204
	Zwerglarve	Ggl. retinae	212,2 : 100 = 2,12	9,52	2,125	9,6	$\pm 0,0956$	0,00956
haploide	23tägig	Ggl. retinae	211,7 : 100 = 2,117	9,48	2,155	10,0	$\pm 0,1178$	0,01178

Tabelle 14 a

			4r	4r ³	M	M ³	σ	σ_M
Erdkröte	29tägig	Ggl. fasc. opt.	309,3 : 100 = 3,093	29,57	3,084	29,4	$\pm 0,145$	0,0145
	29tägig	Ggl. fasc. opt.	334,5 : 100 = 3,345	37,43	3,365	38,1	$\pm 0,1208$	0,01208
	b	Ggl. fasc. opt.	281,0 : 100 = 2,81	22,45	2,831	22,64	$\pm 0,12915$	0,012915
Bastard c	29tägig	Ggl. fasc. opt.	249,3 : 100 = 2,493	15,49	2,506	15,74	$\pm 0,1074$	0,01074
	11tägig							

unsere Kernbefunde an den Bastarden zeigen, und damit ist auch ein wesentliches Argument gefunden, das gegen die Hypothese von G. Hertwig (1939) spricht, daß die Zwischenklassen durch die Verdoppelung nur eines Genoms zustande kommen. Die Kernzwischenklassen, die ebenso beim Bastard wie bei den Kontrolllarven auftreten, können daher nur durch unechtes Wachstum durch Flüssigkeitsaufnahme gedeutet werden, wofür der positive Nachweis früher von uns geführt werden konnte. (G. Hertwig 1943, I. Weiß 1954.)

Der Vergleich der Kernvolumina einer triploiden Bastardlarve mit zwei Sortimenten mütterlichen und einem Sortiment väterlichen Chromosomen ergab, daß ihre Kerne sich zu Erdkrötenkontrollen wie 5:4, im Vergleich zu einer normalen Bastardlarve wie 5:3 verhalten. Die tatsächlich beobachteten Relationswerte stimmen so gut mit den von uns theoretisch erwarteten Werten überein, daß wir in diesem Ergebnis eine Bestätigung für die Richtigkeit unserer Anschauung erblicken, mit der auch die verschiedenartigen Ergebnisse reziproker Kreuzungen, wie G. Hertwig 1930 schon auseinandergesetzt hat, aufs beste harmonieren.

Schrifttum

Bauer, H.: Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von Chironomus. *Z. Zellforsch. usw.* **23** (1935). — Bauer, H., und W. Beermann: Die Polytänie der Riesenchromosomen. *Chromosoma* **4** (1952). — Benninghoff, A.: Funktionelle Kernschwellung. *Anat. Nachr.* **1** (1949). — Berger, C. A.: Multiplication and reduction of somatic chromosome groups as a regular developmental process in *Culex pipiens*. *Carn. Inst. Washington Publ.* 496, 1938. — Born, G.: Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten (*Pflügers Arch.* **32** (1883)); *Arch. Mikrosk. Anat.* **27** (1886). — Boveri, Th.: Über die Charaktere von Echinidenbastardlarven bei verschiedenen Mengenverhältnissen mütterlicher und väterlicher Substanzen. *Verh. physik.-med. Ges. Würzburg.* N. F. **43** (1914). — Freerksen, E.: Ein neuer Beweis für das rhythmische Wachstum der Kerne. *Z. Zellforsch.* **18** (1933). — Geitler, L.: Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben. *Erg. Biol.* **18** (1941). — Hartmann, M.: Allgemeine Biologie. 4. Aufl., 1953. — Herbst, C.: Vererbungsstudien X. *Arch. Entwicklungsmechanik* **39** (1914). Die größere Mutterähnlichkeit der Nachkommen aus Rieseneiern. — Hertwig, G.: Kreuzungsversuche an Amphibien. Wahre und falsche Bastarde. *Arch. mikrosk. Anat.* **91** (1918). — Ders.: Allgemeine mikroskopische Anatomie der lebenden Masse. *Möllendorffs Hdb. mikrosk. Anat.*, Bd. 1, Springer, Berlin 1929. — Ders.: Kern- und Zellgrößenunterschiede der Eltern als Ursache des verschiedenen Ausfalls reziproker Krötenkreuzungen.

Z. Anat. u. Entw.gesch., I. Abt. d. Z. ges. Anat. **92** (1930). — Ders.: Allgemeine Betrachtungen über Kernwachstum und Kernteilung. S-B. u. Abh. Naturforscherges. Rostock, 3. Folge, Bd. 3, 1930. — Ders.: Die Hypothese des Kern- und Chromosomenwachstums. Ebd. Bd. 3, 1932. — Ders.: Vergleich der Kerngrößen von somatischen und generativen Zellen bei Maus und Ratte. Verh. Anatomische Gesellschaft 1931, Anat. Anz. **72**. — Ders.: Das Befruchtungs- und Vererbungsproblem im Lichte der vergleichend-quantitativen Kernforschung. Verh. Anat. Ges. 1932, Anat. Anz. **75**. — Ders.: Die Vielwertigkeit der Speicheldrüsenkerne und Chromosomen bei *Drosophila*. Z. Abstammungslehre **70** (1934). — Ders.: Der Furchungsprozeß des Mäuseeies, ein Beispiel für die wiederholte Volumenhalbierung polymerer Kerne und Chromosomen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **45** (1939). — Ders.: Abweichung von dem Verdoppelungswachstum der Zellkerne und ihre Deutung. Verh. Anat. Ges. 1938, Anat. Anz. **87** (1939). — Ders.: Der volumetrische Nachweis von Verdoppelungs- und Zwischenklassen an den Zellkernen des zentralen Nervensystems des Menschen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **51** (1942). — Ders.: Der Einfluß der Temperatur auf die Zellkerngröße von Froschlarven. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **51** (1941). — Ders.: Das Volumen der Zellkerne und die Zahl und Größe der Nucleolen haploider, diploider und triploider Froschlarven verschiedenen Alters. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **53** (1943). — Ders.: Ein Chordom bei einer Krötenbastardlarve und die möglichen Ursachen seiner Entstehung. Zbl. Path. **91** (1953). — Jacobj, W.: Über das rhythmische Wachstum der Zellen durch Verdoppelung ihres Volumens. Arch. Entw.mechan. **106** (1925). — Ders.: Die Zellkerngröße beim Menschen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **38** (1935). — Kretschmann, H.: Die Kerngrößen der Spermatogenese von Ratte und Maus, variationsstatistisch verglichen. Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle Jahrg. 3 (1954). — Ders.: Variationsstatistischer Vergleich der Kerngrößen der Spermatogenese von *Bufo vulgaris* und *Bufo viridis*. Morph. Jb. Bd. 96 1955. — Lack, H.: Einfluß von Hunger auf Froschlarven. Diss. Halle 1949. — Nachtsheim, H.: Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris*. Arch. mikrosk. Anat. **93** (1920). — Renner, O.: Artbastarde bei Pflanzen. Hdb. Verb.wiss. **2** (1929), Bornträger, Berlin. — Retzius, G.: Biologische Untersuchungen. Neue Folge XIV, 1909 u. XVI, 1911, G. Fischer, Jena. — Rostand, I.: Gynogenèse du Crapaud par refroidissement de l'oeuf. C. R. Soc. Biol. Paris **115** (1934); La Génétique des Batrachiens. Hermann et Cie. Paris 1951. — Schrader, F., und C. Leuchtenberger: A cytochemical Analysis of the functional interrelations of various cell structures in *Arvelius Albopunctatus* (de Geer). Exper. Cell Res. **1** (1950); Academie Press Inc., Publishers, New York, N. Y. — Stohler, R.: Cytologische Untersuchungen an den Keimdrüsen mitteleuropäischer Kröten. Z. Zellforsch. **7** (1928). — Weiß, I.: Die Genese der Zellkernzwischenklassen, variationsstatistisch untersucht an haploiden und diploiden Krötenlarven. Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle **3** (1954). — Wermel, E. M.: Studien über Zellengröße und Zellenwachstum. Z. Zellforsch. usw. **20** (1934); **22** (1935).

*Aus der Orthopädischen Klinik der Städtischen Krankenanstalten Aachen
(Chefarzt: Prof. Dr. med. Dr. ing. e. h. F. Pauwels)*

Über die Verteilung der Spongiosadichte im coxalen Femurende und ihre Bedeutung für die Lehre vom funktionellen Bau des Knochens¹

Siebenter Beitrag zur funktionellen Anatomie und kausalen Morphologie des Stützapparates

Von
Friedrich Pauwels

Mit 12 Abbildungen im Text
(Eingegangen am 2. Juli 1954)

Die Verteilung der Spongiosadichte ist von grundsätzlicher Bedeutung für die Beantwortung der Frage, ob die Spongiosa funktionell, d. h. mit größter Materialersparnis gebaut ist. Wenn diese Bedingung erfüllt sein soll, so muß

1. wie schon Roux gefordert hat, an jeder Stelle Dicke, Dichte und Zahl der Bälkchen, also die Massenverteilung, der Größenverteilung der Beanspruchung entsprechen und
2. müssen die Spongiosaelemente die kleinstmögliche Beanspruchung erfahren, d. h. axial auf Druck oder Zug beansprucht sein.

Ob die erste Forderung erfüllt ist, kann unmittelbar durch einen Vergleich der Verteilung der Spongiosadichte mit der Größenverteilung der Beanspruchung festgestellt werden². Dagegen ist es nicht möglich, die Beanspruchung der einzelnen Bälkchen zu erfassen, so daß die Frage, ob sie axial auf Druck oder Zug beansprucht sind, nur auf einem Umweg beantwortet werden kann.

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

² Schon Grunewald hat nachzuweisen versucht, daß beim coxalen Femurende die Verteilung der Spongiosadichte mit der Größenverteilung der Spannungen übereinstimmt. Zunächst glaubt er, auf einem durch den Mittelpunkt des Schenkelkopfes gelegten Querschnitt eine zirkuläre Verdichtung der Spongiosa um den Schenkelkopfmittelpunkt herum zu

Nach der Rouxschen Lehre sind die Spongiosabälkchen axial auf Druck oder Zug beansprucht, weil die Spongiosa eine Trajektorienstruktur darstellt und er annimmt, daß bei einem trajektoriellen Fachwerk die einzelnen Stäbe axial beansprucht sein müssen. Dies trifft jedoch nicht zu, denn ein trajektorielles Fachwerk ist lediglich dadurch gekennzeichnet, daß seine Stäbe die gleiche Richtung aufweisen, wie die Spannungstrajektorien, so daß die Wirkungslinie der Kraft nicht mit der Stabachse zusammenzufallen braucht, sondern auch parallel gegen diese verschoben liegen kann. Im letzteren Falle werden aber die Stäbe durch eine Längskraft auf Biegung beansprucht, erfahren also eine viel größere Beanspruchung, als bei axialem Druck oder Zug und müssen infolgedessen bei gleicher Festigkeit entsprechend stärker ausgeführt werden. Die trajektorielle Ausrichtung

erkennen, während sich in Wirklichkeit die Verdichtungszone als breites Band in sagittaler Richtung über die ganze Ausdehnung des Querschnittes erstreckt (vgl. Abb. 4a). Grunewald führt diese vermeintlich zentral gelegene Verdichtungszone allein auf Schubspannungen zurück, von denen er irrtümlich annimmt, daß sie in einem um den Mittelpunkt gelegenen konzentrischen Bereich ihren höchsten Wert haben, was jedoch nicht zutrifft, wie noch näher ausgeführt werden soll. Für den Defekt der Spongiosa im Bereich des Wardschen Dreiecks gibt Grunewald keine kausale Erklärung, sondern beurteilt diesen Befund nur unter dem Gesichtspunkt der Zweckmäßigkeit. Er glaubt, daß man durch Aushöhlen eines auf Biegung beanspruchten Balkens die Schubspannungen beseitigen und dadurch seine Festigkeit erhöhen könne, eine Auffassung, die auch von Rauber und Wolf geteilt wird: „Wo kein Material ist, können auch keine Schubspannungen sein und man kann ihnen also durch Aushöhlen des auf Biegung beanspruchten Balkens ausweichen. Er wird durch die Höhlung sogar fester als ein solider, den Schubspannungen ausgesetzter Balken“. Diese Begründung beruht auf der reichlich naiven Auffassung, daß man durch Fortnahme von Material auch die in diesem auftretenden Spannungen beseitigen kann. In Wirklichkeit müssen selbstverständlich die Spannungen, die in der Mitte des Balkens nicht mehr aufgenommen werden können, von seiner Wandung zusätzlich aufgenommen werden, so daß in einem ausgehöhlten Balken sehr viel höhere Schubspannungen auftreten als in einem massiven von gleichem Durchmesser, wie in der Abb. 2 maßstäblich dargestellt ist. In dem linken massiven Balken (Abb. 2a) haben die höchsten Schubspannungen S den Wert 7,1, in dem rechten ausgehöhlten Balken vom gleichen Durchmesser (Abb. 2b) haben die höchsten Schubspannungen dagegen den Wert 16,7, sind also durch die Aushöhlung des Balkens auf mehr als die doppelte Größe angestiegen.

der Spongiosa ist deshalb allein nicht beweisend dafür, daß ihre Elemente axial beansprucht sind.

Dieser noch ausstehende Nachweis kann jedoch ebenfalls aus der Verteilung der Spongiosadichte abgeleitet werden, weil die Massenverteilung auch einen Rückschluß auf die Art der Beanspruchung erlaubt. Ergibt eine Gegenüberstellung der Verteilung der Spongiosadichte mit der Größenverteilung der Be-

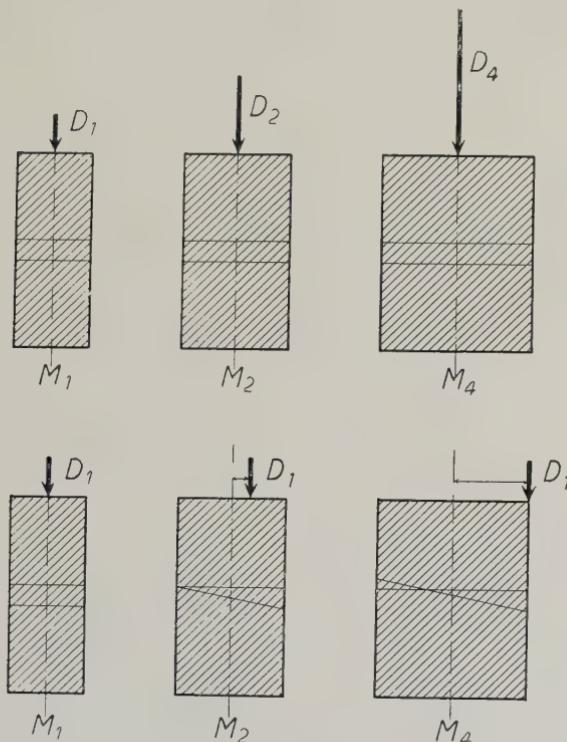


Abb. 1

anspruchung, daß beide übereinstimmen, so darf nach den Regeln der Elastizitätslehre mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß die Spongiosa-Elemente axial auf Druck oder Zug beansprucht sind, weil nur bei axialer Beanspruchung diese Beziehung besteht und nicht bei Biegebeanspruchung, wie in der Abb. 1 anschaulich dargestellt ist.

Die drei oberen Stäbe, die alle die gleiche Festigkeit aufweisen, sind axial auf Druck beansprucht durch verschiedene große Kräfte (D), deren Größe sich wie 1:2:4 verhält. Auch die Masse

der Stäbe (M) verhält sich wie $1:2:4$, ist also jeweils der Größe der Druckkraft proportional. Auf jeden der drei unteren Stäbe wirkt eine gleich große Kraft (D_1). Der erste Stab ist axial beansprucht. Beim zweiten und dritten Stab wirkt die Druckkraft exzentrisch, so daß diese beiden Stäbe durch eine Längskraft auf Biegung beansprucht sind. Obschon bei allen drei Stäben die Druckkraft D_1 die gleiche Größe hat, verhält sich ihre Masse wie $1:2:4$, ist also nicht proportional der Größe der Kraft. Bei exzentrischer Druckbeanspruchung, d. h. bei Biegebeanspruchung, kann nur in einem Ausnahmefall einmal die Masse der Größe der Kraft proportional sein, und zwar nur unter der Voraussetzung, daß die Exzentrizität der Druckkraft bei allen Stäben die gleiche und konstante Größe hat. Es ist aber undenkbar, daß diese Voraussetzung bei der Spongiosa erfüllt sein kann, allein schon, weil das Umbauprinzip des Knochens in seiner letzten Auswirkung axiale Beanspruchung zur Folge hat, was ausschließt, daß der Umbau bei allen Bälkchen bei einer bestimmten und überall gleichen Größe der Biegebeanspruchung zum Stillstand kommen kann. Deshalb darf bei der Spongiosa eine Übereinstimmung der Massenverteilung mit der Größenverteilung der auf die Bälkchen wirkenden Spannung als Beweis dafür angesehen werden, daß ihre Elemente axial auf Druck oder Zug beansprucht sind.

Um überprüfen zu können, ob beim coxalen Femurende die Verteilung der Spongiosadichte mit der Größenverteilung der auf sie wirkenden Spannungen übereinstimmt, muß zunächst geklärt werden, welche Beanspruchungsarten im Innern des Knochens größere Spannungen hervorrufen können, weil sich Spongiosa nur in den Bereichen der Röhrenknochen finden kann, in welchen die Größe der Spannungen bzw. elastischen Verformungen die untere Grenze des Bildungs- bzw. Erhaltungsreizes für Knochengewebe überschreitet.

Überblickt man unter diesem Gesichtspunkt die für den Röhrenknochen in Frage kommenden Beanspruchungsarten, so kann Biegebeanspruchung von vornherein ausgeschaltet werden, weil bei Biegebeanspruchung die höchsten Spannungen am Rande des Querschnittes, also in der Kortikalis auftreten, während in der Mitte des Knochens, im Bereich der neutralen Faser, keine oder nur sehr kleine Spannungen wirken (vgl. das Diagramm der Biegespannungen in Abb. 2). Bei Schubbeanspruchung da-

gegen treten die höchsten Spannungen in der Mitte des Querschnittes auf und fallen von hier in Richtung des Balkenschubes beiderseits gegen den Rand hin auf Null ab, wie das Diagramm der Schubspannungen S in Abb. 2 zeigt. Auch Druckkräfte können im Innern des Röhrenknochens große Spannungen hervorrufen, jedoch nur im Bereich der Krafteinleitungsstellen, d. h. an den Gelenkenden, von wo der auf die Gelenkfläche verteilte Druck bis zu einer gewissen Tiefe in das Innere des Knochens direkt fortgeleitet wird.

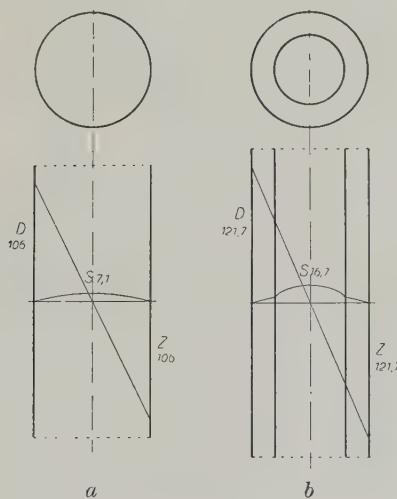


Abb. 2

Zur Klärung der aufgeworfenen Frage muß also die Größenverteilung der Schub- und Druckspannungen im coxalen Femurende geklärt und diese der Verteilung der Spongiosadichte gegenübergestellt werden. Was die Letztere betrifft, so ist ihre Verteilung in der Projektion auf die Ebene maßgebend, in welcher das coxale Femurende seine größte Beanspruchung erfährt, also auf Biegung beansprucht ist. Da während der Standbeinperiode des Ganges die Biegungsebene nahezu konstant in frontaler Ebene liegt, so muß die Verteilung der Spongiosadichte in der Projektion auf diese Ebene zugrundegelegt werden. Hierzu eignet sich am besten ein entsprechendes Röntgenbild des Präparates, weil auf diesem an jeder Stelle aus der Tiefe der Schwärzung auf die Größe der durchstrahlten Masse recht zuverlässig rückgeschlossen werden kann (Abb. 3). Außerdem muß die Verteilung der



Abb. 3

Spongiosa rechtwinkelig zu dieser Ebene, also in sagittaler Richtung, bekannt sein. Sie ist aus Querschnitten zu ersehen, die in entsprechender Höhe durch das coxale Femurende gelegt sind (Abb. 4 a, b und c).

Zur Ermittlung der Größenverteilung der Druck- und Schubspannungen im coxalen Femurende muß man von den Kräften ausgehen, die auf den Schenkelkopf wirken. Der Schenkelkopf erfährt seine maßgebende, d. h. die größte unter den sich stets wiederholenden Beanspruchungen während der Standbeinperiode des Ganges, in der ein Bein allein die ganze Körperlast trägt. Aus der schematischen Darstellung der Beanspruchung des Beinskelettes während der Standbeinperiode (Abb. 5) ist ersichtlich,

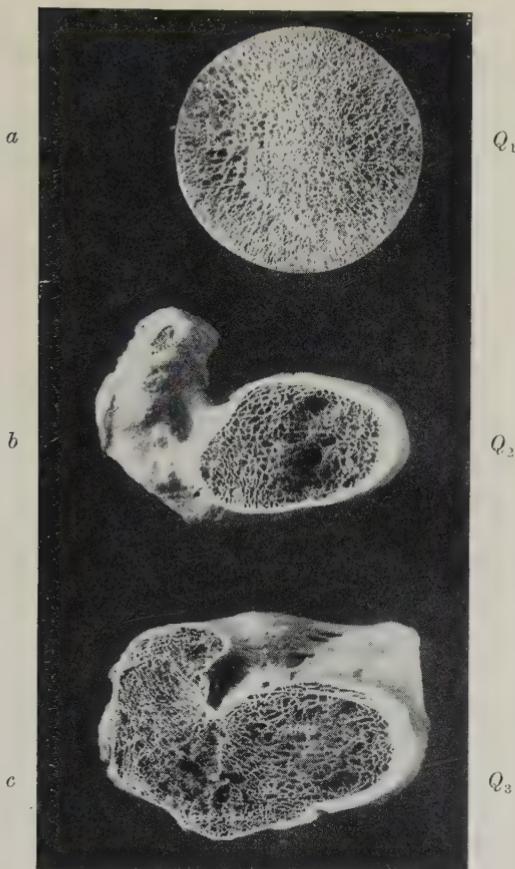


Abb. 4

daß die Körperschwere, die durch das Gewicht dargestellt ist, exzentrisch zum Hüftgelenk des Standbeines wirkt und infolgedessen das Becken nach rechts zu drehen trachtet. Diese Drehung wird durch die links vom Hüftgelenk angebrachte Kette (Spannung der Abduktoren) verhindert, welche das Becken mit der gleichen Kraft nach links zu drehen strebt und dadurch seine horizontale Lage über dem Hüftgelenk garantiert. Die Belastung des coxalen Femurendes setzt sich demnach zusammen aus der Körperschwere und der Kraft der Abduktoren, also aus zwei in entgegengesetztem Sinne drehenden Kräften, die sich am Hüftgelenk Gleichgewicht halten. Für die Beanspruchung des coxalen Femurendes ist deshalb die Resultierende aus diesen beiden Kräften maßgebend. Ihre Lage und Richtung ist gegeben, weil

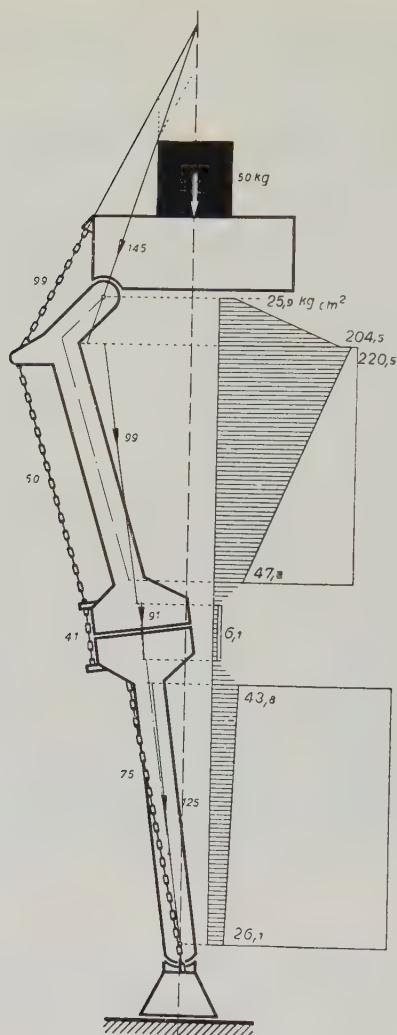


Abb. 5

sie einmal durch den Schnittpunkt der beiden Kräfte und zweitens durch das Drehzentrum des Hüftgelenkes verlaufen muß, da sich die beiden Kräfte am Hüftgelenk Gleichgewicht halten. In der Abb. 6 sind Lage und Wirkungsrichtung des Körpergewichtes K sowie der Muskelkraft M den anatomischen Verhältnissen entsprechend eingetragen. Die Abmessungen der Zeichnung sowie die Lage des Hüftgelenkdrehpunktes und des Schwerpunktes des während der Standbeinperiode auf dem Schenkelkopf ruhenden

Körperabschnittes S_5 wurden unter Zugrundelegung der Arbeit von O. Fischer über den Gang des Menschen ermittelt. Die Lage und Richtung der Muskelkraft M ergab sich aus der Untersuchung von A. Fick, „Statische Betrachtungen der Muskeln des Oberschenkels“ und entspricht der Resultierenden aus allen

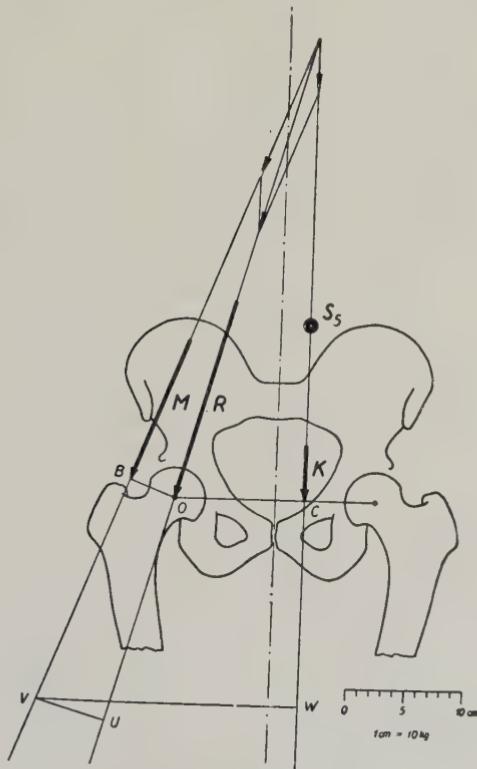


Abb. 6

Komponenten der Hüftmuskeln, die während der Standbeinperiode auf das Bein abduzierend wirken. Aus den Abb. 5 und 6 ist zu erkennen, daß die Resultierende schräg zur Schenkelhalsachse verläuft, so daß das coxale Femurende durch den Gelenkdruck auf Biegung beansprucht wird. Die Biegebeanspruchung nimmt nach abwärts zu, weil der Abstand der Resultierenden von der Schenkelhalsachse nach unten hin größer wird. Die Schubkomponente der Resultierenden, der Balkenschub, hat dagegen in jeder Höhe des coxalen Femurendes die gleiche Größe, weil die Größe des Balkenschubes allein durch die Neigung der Druckrichtung gegen

die Schenkelhalsachse bestimmt wird, die in jeder Höhe annähernd die gleiche ist.

Die resultierende Druckkraft K gilt als Beanspruchung jedoch nur für den Bereich des coxalen Femurendes, der von den Abduktoren überbrückt wird, also nur bis zu deren Ursprung am Trochanter major, wie aus der schematischen Zeichnung Abb. 5 zu ersehen ist. Von dieser Stelle nach abwärts wirken andere Muskeln und insbesondere die Spannung des Tractus iliotibialis mit der Körperschwere zusammen auf das Femur. Von maßgebender Bedeutung für die Lage und Richtung des auf den Femurschaft wirkenden resultierenden Druckes ist die Spannung des Tractus iliotibialis, der das Femur in umgekehrter Richtung auszubiegen strebt, wie die Körperschwere, weil die Spannung des umgebenden Muskelschlauches im groben als zentrischer Druck wirkt. Die Lage der Resultierenden aus Körpergewicht und Spannung des Tractus iliotibialis ist ebenfalls aus der schematischen Zeichnung Abb. 5 ersichtlich und in die Abb. 7 unter Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse mit guter Näherung eingezeichnet (R). Aus beiden Abbildungen ist zu ersehen, daß auch beim Femurschaft die Resultierende gegen seine Achse geneigt ist, jedoch im umgekehrten Sinne, wie beim Schenkelhals, weil der Abstand der Resultierenden von der Femurachse nach unten hin kleiner wird. Aus der Lage der Resultierenden ergibt sich, daß auch der Femurschaft auf Biegung und Schub beansprucht wird. Da aber beim Femurschaft die Resultierende in entgegengesetztem Sinne gegen die Achse geneigt ist wie beim Schenkelhals, so hat der Balkenschub bei Femurschaft und Schenkelhals ein entgegengesetztes Vorzeichen. Außerdem ist der Balkenschub beim Femurschaft viel kleiner als beim Schenkelhals, weil beim Femur die Resultierende eine geringere Neigung gegen die Achse aufweist als beim Schenkelhals.

Nach dieser kurzen Übersicht über die auf das coxale Femurende zur Auswirkung kommenden Kräfte soll im folgenden die Größenverteilung der Spannungen abgeleitet werden, die durch den Gelenkdruck und den Balkenschub bedingt sind.

Der Gelenkdruck ist ungleichmäßig über die Gelenkfläche verteilt, wie aus dem Diagramm der Druckspannungen Abb. 8 ersichtlich. Er hat seinen größten Wert im Bereich des Durchstoßpunktes der Resultierenden R durch die Mitte des tragenden Anteiles der Gelenkfläche und fällt von dieser Stelle gleichmäßig

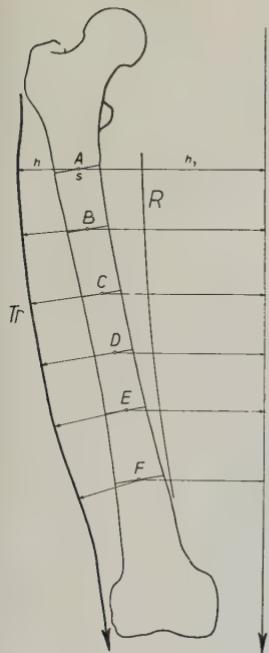


Abb. 7

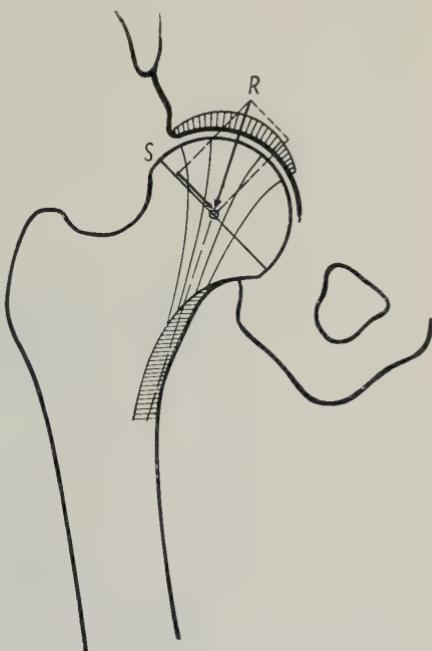


Abb. 8

nach beiden Seiten hin leicht ab. Im Röntgenbild findet die Verteilung des Gelenkdruckes ihren Ausdruck in der Form der Verdichtungszone des Knochengewebes im Pfannendach, die der des Diagramms der Druckspannungen entspricht (Abb. 9). Die Druckspannungen stehen senkrecht auf der Gelenkfläche und sind zunächst auf das Gelenzkzentrum gerichtet, weil der Femurkopf Kugelgestalt hat und keine nennenswerte Reibung im Gelenk auftritt. Mit zunehmendem Abstand von der Gelenkfläche divergiert die Richtung der Druckspannungslinien mehr und mehr, so daß sie in Höhe des Gelenzkentrums schon einen mehr parallelen Verlauf aufweisen und diesen fortsetzend, etwa in Richtung der Resultierenden auf die mediale Kortikalis zu laufen, wo sie in den Adambogen einmünden. In einem durch das Drehzentrum des Schenkelkopfes gelegten Querschnitt müssen demnach die höchsten Druckspannungen in einem konzentrisch um den Mittelpunkt gelagerten Bereich auftreten. Dieser theoretisch zu fordern den Verlaufsrichtung und Größenverteilung der Druckspannungen entspricht die Verlaufsrichtung und Dichte des Spongiosa-streifens, der sich von der Peripherie des Schenkelkopfes zum

Adambogen als sog. Hauptbündel erstreckt und auf dem Röntgenbild Abb. 3 besonders deutlich in Erscheinung tritt.

Der Krafteinleitungsbezirk hat während der Standbeinperiode des Ganges keine konstante Lage auf dem Schenkelkopf, weil das Femur seine Neigung in sagittaler Richtung gegen das Becken fortlaufend ändert. Hierbei dreht sich der Schenkelkopf gegen die resultierende Druckkraft um 15—20°, wodurch der Druckeinleitungs-



Abb. 9

tungsbezirk auf dem Schenkelkopf abwechselnd nach vorne und nach hinten verschoben wird. Da zudem noch horizontal gerichtete dynamische Kräfte alternierend von vorne und hinten auf den Schenkelkopf einwirken, so treten während des Ganges die höchsten Druckspannungen im Femurkopfquerschnitt in einem breiten Streifen auf, der sich in sagittaler Richtung über die Mitte der gesamten Querschnittsfläche erstreckt. Wenn man weiter berücksichtigt, daß in der Nähe der Krafteinleitungsstelle die Größenverteilung der Schubspannungen sehr ähnlich ist, wie die der Druckspannungen, so haben auch die Schubspannungen in dem

gleichen Streifen ihren höchsten Wert. Betrachtet man den durch den Schenkelkopfmittelpunkt gelegten Querschnitt (Abb. 3 a), so erkennt man deutlich, daß die Spongiosa in einem sich in sagittaler Richtung über die Mitte des ganzen Querschnittes erstreckenden breiten Streifen verdichtet ist, dessen Lage der Zone der höchsten Druck- und Schubspannungen im Querschnitt entspricht.

Völlig verschieden von der Beanspruchung des Schenkelkopfquerschnittes ist die Beanspruchung des Schenkelhalses und der Trochantergegend. Diese kann in erster Näherung mit der Beanspruchung eines auf Biegung beanspruchten Balkens verglichen werden. Da die Biegungsebene nahezu konstant in frontaler Richtung liegt, so treten die höchsten Druck- und Zugspannungen aus der Biegung am lateralen und medialen Rande des Querschnittes auf, während in der Mitte des Querschnittes, im Bereich der neutralen Ebene, keine oder nur sehr kleine Biegespannungen wirken. Auch beim Schenkelhals treten die höchsten Spannungen aus dem Balkenschub in der Mitte des Querschnittes auf. Da die Wirkungslinie des resultierenden Druckes beim Schenkelhals überall nahezu die gleiche Neigung gegen seine Achse hat, so könnte angenommen werden, daß auch die Schubspannungen in jeder Höhe des Schenkelhalses die gleiche Größe haben, wie es bei einem in analoger Weise auf Biegung beanspruchten Balken der Fall ist. Dieser Rückschluß ist jedoch nicht erlaubt, weil der Schenkelhals im Gegensatz zu dem zum Vergleich herangezogenen Balken nicht in jeder Höhe den gleichen Durchmesser hat. Denn der Schenkelhals weist sowohl gegen den Schenkelkopf als auch gegen das Trochanterende hin eine konische Verbreiterung auf. Eine konische Verbreiterung hat aber zur Folge, daß außer den durch den Balkenschub bedingten Spannungen zusätzliche Schubspannungen auftreten, die durch die konische Form bedingt sind und die je nach der Richtung, nach welcher der Durchmesser zunimmt, ein umgekehrtes Vorzeichen haben, also die Schubspannungen aus dem Balkenschub erhöhen oder erniedrigen können.

In der Zeichnung Abb. 10, in welcher die Schubbeanspruchung des coxalen Femurendes graphisch dargestellt ist, sind vier Bezirke durch unterschiedliche Schraffierung gekennzeichnet. Für jeden Bezirk ist der Balkenschub durch einen ausgezogenen Pfeil, der Konusschub durch einen gestrichelten Pfeil angegeben. Außer-

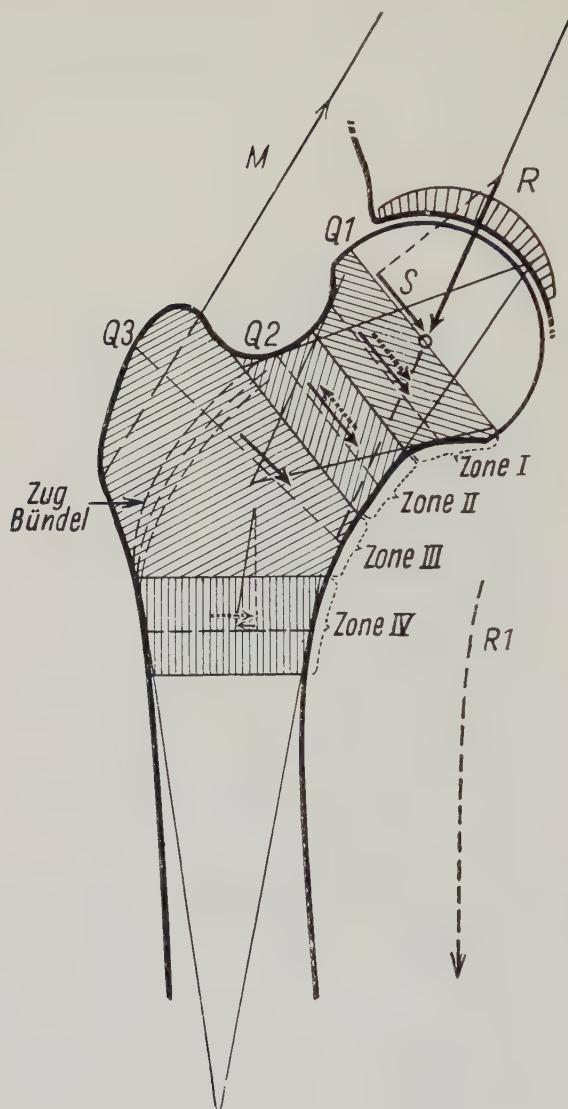


Abb. 10

dem ist die Lage der drei Querschnitte Q_1 , Q_2 und Q_3 (Abb. 3 a, b und c) in die Zeichnung eingetragen.

Auf den Schenkelkopfquerschnitt Q_1 , der als einziger Querschnitt des coxalen Femurendes nicht auf Biegung beansprucht ist, weil die resultierende Druckrichtung durch seinen Schwerpunkt (Drehzentrum) verläuft, kommt außer dem Gelenkdruck

nur die Schubkomponente S der resultierenden Druckkraft zur Auswirkung, die in dem vorher näher bezeichneten Streifen hohe Schubspannungen hervorruft. In dem obersten Bereich des Schenkelhalses (Zone I), in welchem sein Durchmesser gegen den Schenkelkopf hin zunimmt, hat der Konusschub die gleiche Richtung wie der Balkenschub, so daß sich die Spannungen aus beiden Schubarten summieren. In dieser Zone treten also große Schubspannungen im Schenkelhals auf. Hiermit steht die Dichte der Spongiosa in dieser Zone im Einklang, wie das Röntgenbild Abb. 3 ausweist. In dem nach unten hin anschließenden Bereich des Schenkelhalses (Zone II) nimmt sein Durchmesser gegen das Trochanterende hin zu, also in umgekehrter Richtung, wie im obersten Bereich der Zone I. Infolgedessen hat der Konusschub ein umgekehrtes Vorzeichen wie der Balkenschub, so daß in diesem Bereich, dem das Wardsche Dreieck angehört, der Balkenschub durch den Konusschub herabgesetzt oder ganz aufgehoben wird und nur minimale Schubspannungen wirken. Im Einklang hiermit steht die Rarefizierung und die Aussparung der Spongiosa im Bereich des Wardschen Dreiecks, durch welches der Querschnitt Q 2 geführt ist, sowie die entsprechende Aufhellung im Röntgenbild Abb. 3. In dem weiter nach abwärts liegenden Bereich des Schenkelhalses (Zone III) tritt kein Konusschub auf, weil hier der tragende Anteil des Schenkelhalses durch das Zugbündel der Spongiosa begrenzt wird, das, wie auf dem Röntgenbilde zu erkennen ist, eine der medialen Kontur des Schenkelhalses nahezu parallele Verlaufsrichtung aufweist. Der Trochanter major ist ein Knochenvorsprung, der an der Tragfunktion keinen Anteil hat, sondern lediglich durch die Spannung der Abduktoren beansprucht wird, wie Baumann nachweisen konnte. Auch aus dem Trajektorienbild Abb. 11 ist ersichtlich, daß der Spannungsfluß aus der Belastung an der Basis des Trochanter major vorbeizieht und daß in diesem selbst nur die Spannungen aus dem Muskelzug auftreten. Da in diesem Bereich der tragende Anteil des coxalen Femurendes keine konische Verbreiterung aufweist, treten in ihm ausschließlich die Schubspannungen aus dem Balkenschub auf. Diese sind kleiner als die aus Balkenschub und Konusschub resultierenden Spannungen im obersten Bereich des Schenkelhalses (Zone I). In Übereinstimmung hiermit ist der Querschnitt Q 3 (Abb. 4 c) im Gegensatz zum Querschnitt Q 2 (Abb. 4 b) ganz mit Spongiosa ausgefüllt und aus dem Röntgen-

bild ist zu ersehen, daß die Spongiosa in Höhe des Querschnittes Q_3 im Vergleich zur Höhe der Zone I eine den kleineren Schubspannungen entsprechende geringere Dichte aufweist. Im subtrochanteren Bereich des coxalen Femurendes, der in die vorliegenden Untersuchungen nicht mit einbezogen ist, ist der Konus-

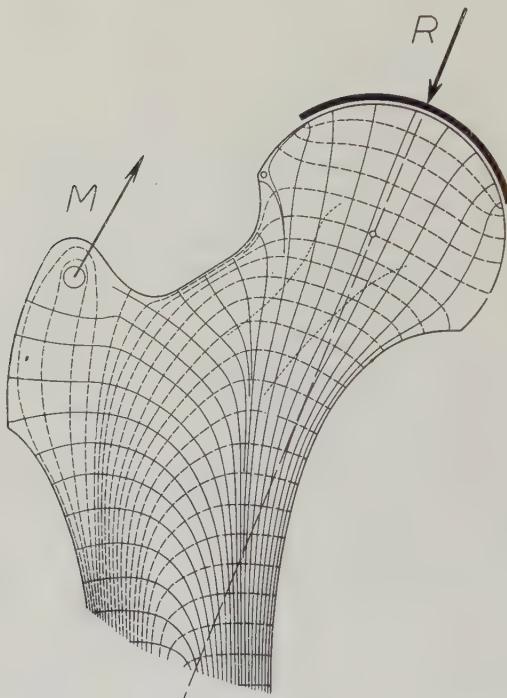


Abb. 11

schub dem Balkenschub entgegengesetzt gerichtet und viel größer als dieser. Infolgedessen haben die resultierenden Schubspannungen ein umgekehrtes Vorzeichen, wie die Spannungen aus dem Balkenschub (Abb. 10).

Die theoretischen Überlegungen werden bestätigt durch den spannungsoptischen Versuch (Abb. 12), der unmittelbar ein anschauliches Bild von der Größenverteilung der Spannungen gibt unter der Voraussetzung, daß die Versuchsanordnung den wirklichen Verhältnissen möglichst nahe kommt und die Methode theoretisch beherrscht wird. Allerdings ist auch diese Methode nur ein Näherungsverfahren, das aber zur Beantwortung der gestellten Frage vollauf genügt.

Das Versuchsmodell des coxalen Femurendes aus einer glasklaren Kunstharzplatte wird in analoger Weise beansprucht, wie das coxale Femurende des Standbeines. Die Resultierende der abduktionswirkenden Muskulatur ist durch einen Drahtzug verwirklicht, der am Trochanter major und am auf-



Abb. 12

liegenden Holzmodell des Beckens derart befestigt ist, daß die Neigung des Drahtzuges mit der Richtung der resultierenden Muskelkraft übereinstimmt. Auf das Becken wird im Abstand des maßgebenden Körperschwerpunktes S_5 ein vertikaler Druck ausgeübt. Bei der Durchstrahlung des Modells mit zirkular polarisiertem Licht treten bei zunehmender Belastung nacheinander regenbogenfarbige Streifen in das Bild ein, deren grüne Linien infolge eines vorgesetzten Rotfilters schwarz erscheinen. Diese Linien sind die Farbleichen, in deren Verlauf überall gleich große Spannungen auftreten. In den verschiedenen Linien haben die Spannungen eine unterschiedliche Größe, die jedesmal durch die angegebene Ordnungszahl gekennzeichnet ist. Die Ordnungszahl 0 besagt, daß an dieser Stelle keine Spannungen auftreten. Die Ordnungszahlen 2 bzw. 4 geben an, daß die im Verlauf der Linie auftretenden Spannungen 2- bzw. 4mal so groß sind, wie

die Spannungen, die in der Linie mit der Ordnungszahl 1 auftreten. In den von den schwarzen Linien eingeschlossenen hellen Bezirken haben die Spannungen an jeder Stelle eine dem Abstand von den schwarzen Linien proportionale Größe. Lediglich in einem schmalen peripheren Anteil des Schenkelkopfes zeigen die Farbgleichen im Bereich der Krafteinleitungsstelle zu niedrige Werte, da in dieser Zone hydrostatischer Druck überlagert ist, der im Farbgleichenbild nicht in Erscheinung tritt. Die Lage der Querschnitte Q_1 , Q_2 und Q_3 ist in das Farbgleichenbild eingezeichnet.

Ein Überblick über die Größenverteilung der Spannungen im Modell lehrt zunächst, daß die höchsten Spannungen an der medialen Seite des Schenkelhalses im Bereich des Adambogens auftreten, während das Spannungsminimum im Querschnitt Q_2 liegt, also an analoger Stelle, wie das Wardsche Dreieck.

In den einzelnen Querschnitten haben die Spannungen folgende Größenverteilung:

Im Femurkopfquerschnitt (Q_1) haben die Spannungen in der Mitte ihren Höchstwert (etwa 2,5) und fallen nach der medialen und lateralen Seite hin ziemlich gleichmäßig bis auf den Wert 0,5 ab. Eine recht gute Übereinstimmung hiermit zeigt die Verteilung der Spongiosadichte, die sowohl im Röntgenbild Abb. 3 als auch im Querschnitt des Präparates Abb. 4 a in der Mitte am größten ist und gegen den medialen und lateralen Rand hin abnimmt.

Im oberen Halsquerschnitt Q_2 liegt das Spannungsminimum (1) etwas oberhalb der Mitte gegen die laterale Begrenzung des Schenkelhalses hin verschoben. Von dort aus steigen die Spannungen gegen den medialen Rand hin viel stärker an als gegen den lateralen. In der medialen Randfaser haben sie ihren größten Wert (6,5), während sie in der lateralen Randfaser den Wert 2 aufweisen. Ein Vergleich mit dem Röntgenbild Abb. 3 und dem Querschnitt des Präparates Abb. 4 b läßt erkennen, daß die Dichte der Spongiosa und die Wandstärke der Kortikalis eine entsprechende Verteilung aufweisen. An der medialen Seite ist nicht nur die Spongiosa dichter, sondern auch vor allem die Kortikalis der unterschiedlichen Spannungsgröße entsprechend viel dicker als an der lateralen Seite. In einem mittleren Streifen, der etwa der Lage der neutralen Faser und dem Spannungsminimum im Farbgleichenbild entspricht, ist die Spongiosa stark rarefiziert und

teilweise ausgespart. Diese atrophische Zone (Ward'sches Dreieck) liegt beim Knochen etwas weiter gegen den medialen Rand hin verschoben als das Spannungsminimum im Farbleichenbild. Diese unwesentliche Abweichung findet in der unterschiedlichen Massenverteilung in Modell und Knochen eine Erklärung. Beim ebenen massiven Modell liegt die Schwerachse etwa in der Mitte des Schenkelhalses. Beim Knochen ist sie dagegen infolge der unterschiedlichen Kortikalisstärke leicht gegen die mediale Seite hin verschoben, wodurch auch die neutrale Ebene im Vergleich zum Modell gegen die mediale Kontur hin verlagert ist.

Beim dritten Querschnitt (*Q 3*) aus der Basis des Schenkelhalses (Abb. 4c) treten im Modell (Abb. 12) die höchsten Spannungen am medialen Rande auf (10). Im übrigen Anteil des Querschnittes beträgt ihr Wert 2,5—3. Die Spannungen haben also in diesem Querschnitt einen wesentlich größeren Wert als in dem höher gelegenen Querschnitt *Q 2*, der durch das Ward'sche Dreieck geführt ist, in welchem sie an analoger Stelle nur den Wert 1 haben. Ein der Größenverteilung der Spannungen entsprechendes Bild zeigt die Verteilung der Spongiosadichte im Bereich dieses Querschnittes (Abb. 3 u. 4). Im Gegensatz zum vorgenannten Halsquerschnitt *Q 2*, bei welchem im mittleren Abschnitt die Spongiosa weitgehend rarefiziert ist (Ward'sches Dreieck), liegt im Querschnitt *Q 3* an analoger Stelle wieder eine kräftige Spongiosa im Bereich der neutralen Zone. Ferner ist aus dem Röntgenbild zu ersehen, daß im Bereich des Querschnittes *Q 3* die Spongiosa eine geringere Dichte aufweist, als in der Zone I (Abb. 10), in der viel höhere Schubspannungen auftreten. Eine Gegenüberstellung des Farbleichenbildes mit dem Röntgenbild des coxalen Femurendes und den drei Präparatschnitten läßt einwandfrei erkennen, daß die Dichte der Spongiosa an jeder Stelle im groben der Größe der auf sie wirkenden Spannungen entspricht. Vor allem kann recht genau festgestellt werden, daß die Zu- und Abnahme der Spongiosadichte örtlich mit der Zu- und Abnahme der Spannungsgröße im Modell übereinstimmt, so daß praktisch eine quantitative und geometrische Übereinstimmung der Verteilung der Spongiosadichte mit der Größenverteilung der Spannungen im Vergleichskörper vorliegt. Hiernach ist der Schluß berechtigt, daß nicht nur Dicke, Dichte und Zahl der Bälkchen an jeder Stelle der auf sie wirkenden Spannungsgröße entspricht, sondern daß auch die einzelnen Spongiosaelemente axial auf Druck oder Zug beansprucht

sind, mit anderen Worten, daß die Spongiosa ein biegungsfreies Fachwerk darstellt und infolgedessen mit größter Materialersparnis gebaut ist.

Schrifttum

- Baumann, W.: Die Bedeutung des Trochanter major für die Festigkeit des Oberschenkelknochens. Inaugural-Dissertation Frankfurt 1951. — Fischer, O.: Der Gang des Menschen. Teubner, Leipzig 1899. — Föppl, L. und E. Mönch: Praktische Spannungsoptik. Springer 1950. — Grunewald, J.: Die Beanspruchung der langen Röhrenknochen des Menschen. Z. orthop. Chir. **39** (1920) 132/33. — Pauwels, Fr.: Der Schenkelhalsbruch, ein mechanisches Problem. Beil.-Heft zur Z. orth. Chir. **63** (1935). — Ders.: Bedeutung und kausale Erklärung der Spongiosaarchitektur in neuer Auffassung. S. B. Anat. Tagg. Bonn 1947. — Rauber, A.: Elasticität und Festigkeit der Knochen. Engelmann, Leipzig 1876. — Roux, W.: Gesammelte Abhandlungen. Bd. 1, Engelmann, Leipzig 1895. — Wolf, J.: Über die Wechselbeziehungen zwischen der Form und der Funktion der einzelnen Gebilde der Organismen. Nat. F. Vers. Aachen 1900.

*Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin
Direktor: Prof. Dr. med. E. von Herrath*

Die Nervenversorgung der Katzenmilz

Von

Kläre Noerthen

Mit 8 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 5. Juli 1954)

Der Zusammenhang zwischen Milzfunktion und Nervensystem ist ein sehr enger. Es ist z. B. möglich, durch Reizung der die a. lienalis begleitenden Nerven eine Kontraktion des Organes zu erzielen (u. a. vgl. auch Lauda, 1933; Z. M. Bacq et H. Frédéricq, 1935). Bei einem Abfall des Blutdrucks, wie man ihn durch Reizung des Carotissinus erzielen kann, kontrahiert sich die Milz, während sie bei Blutdruckanstieg erweitert wird. Diese Abhängigkeit vom Blutdruck bleibt auch nach Unterbindung der a. lienalis bestehen (Erikson, 1900; cit. nach Henschen und Reisinger, 1928). Es muß also hier ein rein nervöser, vielleicht auch z. T. humoraler Mechanismus vorliegen. Bei psychischer Erregung kontrahiert sich die Milz (Barcroft und Stephens, 1927), bei Reizung peripherer sensibler Nerven reagiert sie ebenso (Sollmann und Pilcher; cit. nach Lauda, 1933). Nach Injektion von Adrenalin kontrahiert sich die Milz (Barcroft und Stephens, 1927) schon bevor der Blutdruck ansteigt (Domenjoz und Fleisch, 1940); auch nach Injektion von Acetylcholin tritt eine Kontraktion ein (Davis, 1937). Eine rein humorale Erregungsübertragung ist aber auch möglich. Binet (cit. nach Lauda, 1933) bejaht sie, ebenso wie Z. M. Bacq (1933), der nach Reizung sympathischer Nerven eine Kontraktion der denervierten Milz sah. Der Zusammenhang zwischen Milz und Nervensystem ist aber noch enger: In Milzextrakten wiesen Z. M. Bacq und P. Fischer (1947) einen Stoff nach, der mit dem l'Noradrenalin in seiner sympathikomimetischen Wirkung identisch ist. So lassen

sich die Beispiele beliebig vermehren, die den engen Zusammenhang zwischen Milz und Nervensystem aufzeigen.

Es ist zu vermuten, daß diese Befunde der Physiologie, die zum größten Teil an Hunden und Katzen erhoben wurden, mit dem Innervationsbild in Zusammenhang zu bringen sind. So müßten in einer Milz, die sich sehr stark aktiv kontrahieren kann, die Kapsel und die Trabekel eine reichere nervöse Versorgung aufweisen (parallel mit einem größeren Gehalt an glatter Muskulatur, der ja bewiesen ist), als eine Milz, die nicht diese starke Kontraktionskraft besitzt. Erstere wären dem Speichermilztyp zuzurechnen, letztere dem Typ der Stoffwechselmilz (von Herrath, 1935). Die Nervenversorgung einer Stoffwechselmilz wurde von Lentz (1952) beim Kaninchen geklärt. Ausgesprochene Speichermilzen wurden von Harting (1944) untersucht. Harting beschrieb u. a. die Innervation der Pferde- und der Hundemilz. In der Hundemilz sind aber Sinus vorhanden und auch Lymphscheiden, beim Pferd besteht die rote Pulpa zwar wie bei der Katze nur aus Retikulum, aber das Pferd wird zu Versuchszwecken nicht in dem erforderlichen Ausmaß in Frage kommen. Infolgedessen wäre es wünschenswert, die Innervation der Katzenmilz mit modernen Methoden zu untersuchen, damit die anatomischen Grundlagen für eine funktionelle Betrachtung der Katzenmilz gegeben sind. — Die Nervenversorgung der Katzenmilz wurde schon verschiedentlich von älteren Autoren untersucht. Aber sie beachteten die großen artlichen Unterschiede im Bau der Milz nicht (s. von Herrath, 1935) und übertrugen ihre an einer Tierart erhobenen Befunde auf alle anderen. Man kann heute also die bisherigen Angaben nicht mehr verwerten. Außerdem sind die älteren Methoden der Nervendarstellung (Rongalit-weiß, Methylenblau usw.) z. T. sehr unzulänglich. Die sonst sehr gute supravitale Methylenblaufärbung versagt nach den eigenen Angaben von Dogiel (1926) bei der Milz vollständig.

Fusari (1892) beschreibt die Nervenversorgung der Milzen von Katze und Kalb. Er bediente sich der Golgi-Methode. Die Nerven, die am Hilus eintreten, sollen entweder zusammen mit den Arterien oder frei durch die Pulpa ziehen. In der Pulpa fand Fusari Plexus, die immer Verbindungen mit den Arteriengeflechten haben. Die Nervenfasern enden nach ihm entweder frei oder mit feinen Endkörpern. Die Malpighischen Körperchen sollen reich an Nerven sein.

Asai (1908) untersuchte die Milzen von Mensch, Pferd, Hund, Katze und Kaninchen. Er beschreibt, daß die Nerven, die zuerst in der Balken-

scheide laufen, nach Verlassen derselben entweder frei in das Organ ziehen, oder den Arterien folgen. In den Balken fand Asai nur wenig Nerven. Sie haben stets Verbindungen zu den Pulpanerven. Die Pinselarterien haben feine Nervengeflechte. Asai sah ziemlich häufig Ganglienzellen an den Pinselarterien und in der Gefäßscheide. — Dieser Befund konnte aber von keinem der späteren Untersucher bestätigt werden. Auch Harting (1944), Tischendorf (1948) und Lentz (1952) lehnen das Vorkommen von Ganglienzellen im Milzparenchym ab. — Harting (1944) hält die von ihm besonders in der roten Pulpa der Pferdemilz gefundenen interstitiellen Zellen für weiter in die Peripherie vorgeschoßene Anteile des Schwannschen Leitplasmoidums. — Tischendorf (1948) fand die interstitiellen Zellen noch in Begleitung des Schwannschen ScheidenSyncytiums in den Abzweigungswinkeln des peritrabekulären Plexus beim Schwein. Er hält es für möglich, daß sie Apparate darstellen, die die Erregungsübertragung auf die glatte Muskulatur bewirken und diese vor Übermüdung schützen. — Außerhalb der Milz fand Glaser (1928) im periadventitiellen Gewebe der a. lienalis kleine Anhäufungen von Ganglienzellen (Glaser benutzte hauptsächlich die Methylenblau-Methode). Er hält diese für in die Peripherie vorgeschoßene Anteile des ganglion coeliacum und nimmt an, daß sie die vasomotorischen Zentren für die Milzblutgefäße seien. Aber auch dieser Befund konnte bislang nicht bestätigt werden. Margorin (1932) fand beim Menschen durch Lupenpräparation im plexus lienalis sogenannte „falsche Nervenknoten“. Sie imponierten zwar durch ihre sonst für Ganglien typische grellweiße Farbe, waren aber nur Knotenpunkte der Nerven.

Riegele (1929), der die Silberimprägnation nach Bielschowsky-Gros und die Natronlauge-Silbermethode nach Schultze-Stöhr jr. benutzte, untersuchte die Milzen von Schwein, Kalb, Hund, Katze und Kaninchen. Die am Hilus eintretenden Nerven ziehen entweder frei in plexusartiger Anordnung durch die Pulpa oder treten in die Trabekel ein. Vor ihrem Eintritt in das Organ geben die Nerven Zweige zur Kapsel ab, wo sie subserös ziehen. Diese subserösen Nerven geben dann Zweige zum muskulären Teil der Kapsel ab. — In den Trabekeln und an deren Oberfläche fand Riegele ein Netz, dessen feinste Ausläufer mit Retikularen oder Endösen innerhalb der Muskelzelle, oder mit gestielten Plättchen auf der Muskelzelle enden. Vom Oberflächengeflecht der Trabekel ziehen Zweige in die Pulpa. Die dünneren Trabekel sind reicher innerviert als die groben. Hier kommt nach ihm schon auf 2—4 Muskelfasern eine Nervenfaser. — Die feineren Nervenfasern in der Pulpa bilden ein Geflecht, dessen Anteile hier kein Schwannsches Leitplasmodium mehr besitzen, sondern intraplasmatisch in den Retikulumzellen liegen. Diese Verlaufsart deutet Riegele, da er keine spezifischen Endigungen in der Pulpa fand, als eine funktionelle Endigungsform, die dem retikuloendothelialen System eigentümlich ist (vgl. auch Riegele, 1932). Die Pulpanerven haben immer Verbindungen zu den Trabekel- oder Gefäßplexus. An Arterien und Venen beschreibt er feine Geflechte, die der Media dicht aufliegen. Ein Eintreten von Nervenfasern in die Media konnte Riegele nur an Venen beobachten, nie an Arterien. In

den Pulpamuskelzellen fanden sich auch feine Nerven, die dem Pulpaplexus entstammen. Die Kapillarhülsen (die er irrtümlich als Malpighische Körperchen deutet [l. c. Abb. 16]) enthalten feine Nervenfasern. — Riegele beschreibt die Durchflechtung der Nervenfasern innerhalb der Milz als so dicht, daß eine anatomische Trennung zwischen Trabekel- und Gefäßnerven nicht durchzuführen sei.

Neuere Untersucher der Nervenversorgung verschiedener Säugermilzen, welche die artlichen Unterschiede im Bau der Milzen beachteten und, gestützt auf die Angaben von Herraths (1935), vom Innervationsbild auf die Funktion schlossen, sind Harting (1944), der die Innervation der Milzen von Mensch, Hund, Schaf und Pferd untersuchte, Tischendorf (1948), der die Innervation der Schweinemilz, und Lenz (1952), die die Nervenversorgung der Kaninchenmilz beschrieb. Harting bediente sich der Silberimprägnationsmethode nach Bielschowsky-Gros, Tischendorf der Silberimprägnation nach Bielschowsky-Gros und nach Bodian, Lenz der Imprägnation nach Bodian. Harting bringt eine Zusammenstellung und Bewertung der gesamten älteren Literatur auf diesem Gebiet; Tischendorf eine kritische Bewertung der Silberimprägnationsmethoden für die Darstellung nervöser Elemente.

Die Katzenmilz gehört nach von Herrath (1935, 1938) zu den Speichermilztypen (im Gegensatz zur Stoffwechselmilz, am ausgeprägtesten beim Kaninchen vorhanden). Ihr Organgewicht beträgt 1 : 400 des Körperfgewichts; sie dient hauptsächlich als kreislaufwirksamer Erythrocytenspeicher. Die Trabekel und Kapsel der Katzenmilz sind sehr muskelreich, die feineren Trabekel bestehen quantitativ gesehen nur noch aus glatter Muskulatur. Der Gehalt an Kapsel und Trabekeln beträgt nach von Herrath (1935) (die folgenden Zahlenangaben sind alle derselben Arbeit entnommen) 6,99—9,06 Vol% des Organs. Der Gehalt der Trabekel an glatter Muskulatur schwankt zwischen 49,48 und 86,27 Vol%. Die rote Pula der Katzenmilz besteht nur aus Retikulummaschen; es fehlen hier die Sinus. Pulpamuskulatur ist nicht vorhanden. Die weiße Pula, die nur durch Malpighische Körperchen dargestellt wird (Lymphscheiden fehlen völlig) nimmt zwischen 8,38 und 39,60 Vol% des Organes ein. Die Arterien behalten lange Zeit ihre Balkenscheide, getrennt von ihr durch die Adventitia. Die Arterien haben auch nach Verlassen ihrer Balkenscheide immer wieder Beziehungen zu den Trabekeln: Trabekel treten an die Follikelarterie heran, an die Pulpaarteriolen, in deren „präglumären“ Abschnitt (Riedel, 1932), und an die Hülsen. Feine Bindegewebsfasern der Trabekel gehen in das Hülsenretikulum über. — Die kurzen Pulpavenen und die sehr verzweigten Balkenvenen sind nur Endothelrohre. Sie erhalten erst im Hilusbereich innerhalb der Balkenscheide eine eigene dreischichtige Wandung.

Die a. lienalis der Katze gehört nach Schabadasch (1935) zum zerstreuten Typus der komplizierten a. lienalis. Schabadasch versteht darunter, daß die a. lienalis nicht geradlinig durchläuft wie beim magistralen Typ, sondern ein sehr kompliziert sich aufteilendes Gefäß ist.

Die a. lienalis der Katze zerfällt in zwei große Zweige; einen, der 3—4 Äste zum Kopfpol der Milz sendet und außerdem Äste zum Magen schickt, und einen Zweig für den distalen Teil der Milz und für Pankreas, Magen und Netz. Dieser letztere Zweig teilt sich wieder gabelförmig auf; sein cranialer Stamm sendet 4—6 große Zweige zur Milz, von einem dieser entspringt die a. gastro-epiploica sinistra. Der distale Stamm läuft entlang dem hilus lienis, indem er 10—12 Zweige in die Milz entsendet und setzt sich dann in die a. gastroepiploica sinistra fort. — Hier ist die Milz also das Hauptversorgungsgebiet der a. lienalis, während beim magistralen Typ die Milz nur von Ästen einer großen Arterie versorgt wird, die gleichzeitig auch Magen, Netz und Pankreas versorgt. Es wäre denkbar, daß durch dieses komplizierte Verhalten der a. lienalis auch ein anderes Verhalten der Nerven in bezug auf ihre Verteilung um das Gefäß herum und in ihrem Aufteilungsgrad gegeben ist.

Margorin (1932) stellte durch Lungenpräparation beim Menschen fest, daß die rr. lienales hauptsächlich der linken Hälfte des plexus solaris entstammen, und zwar teils direkt aus den Ganglien, teils aus dem Zwischengangliennervennetz. Manchmal fand er auch aus dem ganglion renale sinistrum Zweige zur Milz kommen. Oft entspringt aus einem Ganglion, das oberhalb des ganglion semilunare liegt, und in das der linke n. splanchnicus einmündet, ein Ast, der isoliert zur Milz zieht und nur am Hilus mit den übrigen nn. lienales konfluirt. — Lebedenko und Brjussowa (1930; cit. nach Margorin) fanden beim Hund nach Milzextirpation die größten degenerativen Veränderungen auch im ganglion semilunare sinistrum.

Es bestehen enge nervöse Verbindungen zwischen Milz, linker Nebenniere, linker Niere, Magen und Pankreas. Diese Verbindungen, von Kondratjew (1929) „kurze Bahnen“ genannt, bestehen auch zwischen anderen Organen der Bauchhöhle. Sie haben aber immer Beziehungen zur Nebenniere und zu den Arterien. Die „kurzen Bahnen“ sind nach Kondratjew (1929) beim Menschen viel stärker ausgeprägt als bei Hund und Katze. Er führt dieses unterschiedliche Verhalten auf die Verstreutheit der chromaffinen Substanz bei Tieren zurück.

Material und Methoden

Zur Untersuchung gelangten die Milzen von 6 Katzen von 3—5 kg Gewicht. Die Tiere wurden mit Äther getötet und folgendermaßen die Milz durchspült: Medianschnitt, Herausnahme von Lungen, Herz und Darm. Abbinden der aorta abdominalis unterhalb des Abganges der a. coeliaca und Einbinden der Kanüle in die aorta thoracica. Teilweise wurde die Leber mitdurchspült, teilweise nach vorheriger Unterbindung des Leberstiels herausgenommen und nur Milz, Magen und Pankreas durchspült. Als Durchspülungslösigkeit wurden 0,9%ige NaCl-Lösung von 37° C und mit Luft gesättigte Ringerlösung von 37° C verwendet. Letztere ergab für die Versilberung keine besseren Resultate als die Durchspülung mit körperwarmer physiologischer Kochsalzlösung. Der Durchspülungsdruck betrug 80—150 cm Wassersäule. Zur Technik der Durchspülung vgl. auch von Herrath (1935) und Tischen-

dorf (1948). Die Leerspülung erfolgte in ungefähr 2 Stunden. Dann wurde die Fixierungsflüssigkeit — zur Verwendung kam säurefreies Formalin (Bayer) 1:9 verdünnt — der Durchspülungsflüssigkeit zugesetzt, und die Milz mit Formol durchspült, bis nur noch Formol abfloß. Dann erfolgte Abbinden der etwas gestauten Milz und Einlegen in die Fixierungsflüssigkeit. Einmal wurde die Milz auch ca. 6 Stunden *in situ* fixiert.

Falls eine Einbettung für die Imprägnation erforderlich war, wurde über Chloroform in Paraffin eingebettet. — Es wurden Quer- und Längsschnitte des Organs untersucht, Kapselflach-, Hiluslängs- und Hilusquerschnitte von 15—30 μ Dicke. — An Versilberungsmethoden kamen zur Anwendung: Imprägnation nach Bielschowsky in der Originalvorschrift; modifiziert nach Gros (Romeis, 1948); und modifiziert nach Lawrentjew (1946); die Imprägnation nach Bodian nach der Originalvorschrift und modifiziert nach Baesisch (Romeis, 1948); und außerdem die Imprägnation nach Samuel (1953). Die besten Ergebnisse erzielte ich mit der Originalimprägnation nach Bodian. — Zum Teil erfolgte Gegenfärbung der imprägnierten Schnittserien mit Säurefuchsin-Pikrinsäure (van Gieson) oder Lichtgrün. Letzteres eignete sich besonders gut zur Darstellung der feinsten plasmatischen Anteile, während mit der Gegenfärbung nach van Gieson die Unterscheidung von anderen fibrillären Strukturen besser gelang. — Zur Kontrolle dienten Schnitte durchspülter und undurchspülter Katzenmilzen, gefärbt mit Hämatoxylin-Eosin, Azocarmin-Anilinblau-Orange G (Azan) und Orcein, und versilbert nach Gömöry.

Befunde

Bei der Katzenmilz treten die Nerven entsprechend dem gewöhnlichen Verhalten des vegetativen Nervensystems am Hilus zusammen mit den Gefäßen in das Organ ein. Die makroskopisch präparierbaren Nerven im Hilusbereich zeigen den konzentrierten Typ (nach Margorin, 1932) des plexus lienalis, d. h. sie bleiben immer in Verbindung zum Gefäßsystem. Der Hilus ist langgestreckt (vgl. Steger 1938, 1939). Ich fand 8—12 Eintrittsstellen von Arterienästen. (Schabadasch, 1935, fand 17—20 Eintrittsstellen und Riedel, 1932, fand 6—7.) Im periadventitiellen Gewebe der Arterien befinden sich jeweils 3—10 Nervenstämme in ziemlich gleichmäßiger Verteilung um das Gefäßrohr herum. Diese Nervenstämmchen zeigen beträchtliche Schwankungen ihrer Faserzahl. Ich fand Bündel, die ungefähr 150 Fasern umfaßten und feine, die nur 10 Fasern enthielten. Unmittelbar vor Beginn der gemeinsamen Gefäßscheide ist ein Teil der feinen Bündel näher an die Arterienadventita herangerückt, während die größeren

und ein Teil feinerer Nervenstämmchen sich weiterhin in einiger Entfernung von der Adventita befinden.

Kaliberunterschiede der Hilusnerven beschreibt Lenz (1952) auch für Kalb und Pferd. Bei diesen Tieren betragen nach Lenz (1952) die Kaliberunterschiede 1 : 80 bis 1 : 100. Beim Kaninchen dagegen fand sie nur ein Verhältnis von 1 : 5 bis 1 : 10. Lenz (1952) nimmt an, daß dieses unterschiedliche Verhalten möglicherweise durch die frühzeitige Absonderung von Fasern mit bestimmter Funktion bedingt ist. — Dagegen fand Lenz (1952) bei Kalb und Pferd stets eine einseitige Gruppierung der Nerven, während sie beim Kaninchen — ebenso wie ich bei der Katze — eine gleichmäßige Verteilung um die Arterie herum beschreibt.

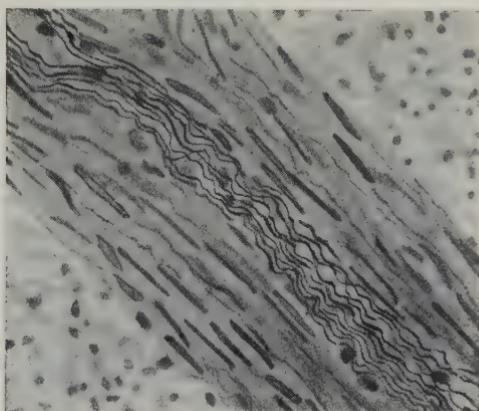


Abb. 1. Größere Nervenbündel in einem Trabekel, längsgeschnitten. Überzeichnet. Versilbert nach Bodian,
Vergr. ca. 375fach

Die Venen werden von 1—2 mittelstarken Nervenbündeln begleitet. Auch bei diesen kann man beobachten, daß sie vor Beginn der Kapselscheide näher zur Adventitia der Vene liegen. Einzelne stärkere Nerven findet man auch schon im Hilusbereich weiter von den Gefäßen entfernt. Sie treten in die Kapsel ein. Außerdem zweigen am Grunde des Hilus feinere Bündel von den die Arterie begleitenden Nerven ab, um in die Kapsel einzutreten. Einige feinere Bündel ziehen unter Maschenbildung schräg durch die Kapsel hindurch und verzweigen sich im subkapsulären Teil der Pulpa.

Im Innern des Organs, innerhalb der gemeinsamen Gefäßscheide (Kapselscheide nach Riedel, 1932), bleiben die Nerven noch in der Nähe der Gefäße. Sie liegen dann entweder zwischen der Adventita der Arterien und der Gefäßscheide oder, umgeben

von einer eigenen bindegewebigen Hülle, in der Gefäßscheide selbst. Dieser Verlaufsmodus bleibt auch nach der Trennung der Gefäßscheide in Venen- und Arterienbalken erhalten. Die Nerven sind dann im arteriellen Gefäßabschnitt zwischen Arterienadventitia und umgebendem Balken und im venösen Gefäßabschnitt im Venenbalken selbst zu finden.

Nachdem die Arterie den Trabekel verlassen hat, ziehen feinere Nervenbündel in Begleitung der Arterie in deren Adventitia weiter, die meisten aber laufen in den Trabekeln, umgeben von einer eigenen Bindegewebshülle (s. Abb. 1), weiter, oder lagern sich der Balkenoberfläche dicht auf. Zum Teil treten auch größere in der Kapsel verlaufende Nerven an den Abgangsstellen der Trabekel in diese über.

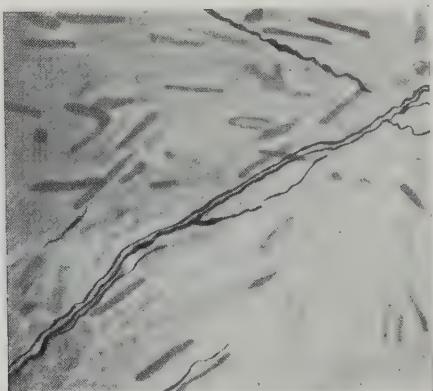


Abb. 2. Teile des intrakapsulären Plexus. Überzeichnet.
Versilbert nach Bodian. Vergr. ca. 375fach

Alle diese Nervenstämmchen, die im allgemeinen zwischen 8—20 Fasern umfassen, senden in ihrem Verlauf Äste zu den Trabekelplexus, in die rote Pulpa, an die Pulpaarteriolen, zu den Hülsen und arteriellen Kapillaren. Die in den Trabekeln laufenden Nerven verlieren z. T. schnell ihre bindegewebige Hülle und ziehen dann zwischen den Muskel- und Bindegewebsfasern des Balkens (vgl. Abb. 8).

Größere freie Nervenstränge in der Pulpa, wie sie Harting (1944) für Hund und Schaf, Tischendorff (1948) für das Schwein und Lentz (1952) beim Kaninchen beschreiben, konnte ich nicht nachweisen.

In der Kapsel der Katzenmilz laufen die gröberen Nervenbündel stark gewellt in Form einer die ganze Kapseldicke einnehmenden Sinusschwingung. Von ihnen zweigen die Fasern zur Bildung der Kapselplexus ab. Manchmal teilen sich diese größeren Nerven auch dichotomisch. — Das Verhalten der großen Kapselnerven muß im Vergleich mit dem elastisch-muskulösen Kapselaufbau bei der Katze als Dehnungsschutz gedeutet werden.

Die Kapsel der Katzenmilz ist nur einschichtig. Die Muskulatur ist im wesentlichen in zwei dünnen, hauptsächlich in zwei senkrecht zueinander orientierten Lagen angeordnet. Das Bindegewebe ist gleichmäßig über die ganze Kapseldicke verteilt. Im oberen Teil der Kapsel ist etwas mehr Elastika als im übrigen Teil. (Reissner, 1929; von Herrath 1935.) — In den zweischichtigen Kapseln von Hund und Pferd, und Schwein, in denen sich zwischen Serosaepithel und der ähnlich dem Balken gebauten Kapsellinnenschicht eine gut ausgeprägte Bindegewebsschicht mit den Gefäßen befindet (von Herrath, 1935; Hartwig, 1948), liegen die stark gewellten größeren Nerven zusammen mit den Gefäßen in der subserösen Bindegewebsschicht (Harting, 1944; Tischendorf, 1948).

Bei der Katze zieht sich in der Mitte des Kapseldurchmessers ein sehr ausgeprägtes intrakapsuläres Geflecht hin (s. Abb. 2), von dem aus Zweige in den subkapsulären Teil der Pulpa ziehen und feine Nervenfasern zur Subserosa. Beide Abzweigungen bilden wiederum ein feines Geflecht. Intrakapsulärer und subkapsulärer Plexus setzen sich in und auf die Trabekel an deren Abgangsstellen von der Kapsel fort.

Harting (1944) beschreibt die Kapsel der Menschenmilz als relativ nervenarm. Das Verhalten der Kapselnerven soll hier auch ungefähr dem der Balkennerven entsprechen. — In der Hunde- und Pferdemilz findet sich ein feiner subseröser Plexus, der von den größeren Kapselnerven gebildet wird. Die innere Kapselschicht, die denselben Aufbau wie die Balken zeigt, trägt „dieselben Nervenformationen“ wie diese. — Tischendorf (1948) fand in der Milzkapsel beim Schwein einen subserösen Plexus, von dem auch Fasern in die eigentliche Kapsel übertraten. Im subserösen Plexus konnte er auch markhaltige Fasern nachweisen. Im übrigen fand Tischendorf (1948) im muskulären Teil der Kapsel nur an den Abgangsstellen der Trabekel von der Kapsel Nerven. Er folgerte daraus, daß die Kapsel vom Trabekel aus innerviert werden müßte, oder jedenfalls „zwei Innervationsbereiche auf bisher noch unbekannte Art“ miteinander in Verbindung träten. — Lentz (1952) fand in der Milzkapsel beim Kaninchen einen weitmaschigen subserösen, einen in der Mitte des Kapseldurchmessers sich ausbreitenden intracapsulären und einen subcapsulären Plexus. Alle stehen untereinander in Kommunikation. Intra- und subkapsulärer Plexus setzen sich in die entsprechenden Trabekelplexus fort.

Einen direkten Übergang von Nerven in die Kapsel, wie ihn Magorin (1932) beim Menschen fand, konnte keiner der Autoren beobachten. Auch ich fand bei der Katze dieses Verhalten niemals.

An den Trabekeln fand ich einen grobmaschigen peritrabekulären und einen feinmaschigeren und mehr Nervenfasern umfassenden intratrabekulären Plexus (s. Abb. 3). Zwischen beiden bestehen Verbindungen in Form feiner Nervenfasern, die von den Nervenfasern des intratrabekulären Plexus abzweigen und sich dann an der Bildung des peritrabekulären Plexus beteiligen. Die Balkenplexus scheinen mit ihren feinsten Ausläufern die Kerne der Muskelzellen direkt zu umspinnen. Eine reichere Versorgung der feinen Trabekel, wie sie Riegele (1929) beschreibt, kann



Abb. 3. Feineres Nervenbündel in einem Trabekel,
quer geschnitten. Versilbert nach Bodian. Vergr. ca. 875fach

ich bestätigen. Riegele (1929) fand, daß in den feineren Trabekeln eine Nervenfaser 2—4 Muskelfasern versorgt, während in größeren Trabekeln für eine Nervenfaser wesentlich mehr Muskelzellen zu beobachten sind. Er sieht den Grund für dieses Verhalten in der vielfachen Aufteilung und Netzbildung der Nerven. Es könnte aber auch sein, daß man in feineren Trabekeln durch die Schnittführung viel eher die Möglichkeit hat, alle Nervenfasern des Trabekelplexus im Gesichtsfeld zu haben oder auch daran liegen, daß die Balken mit fortlaufender Aufzweigung immer muskulöser werden.

Besonders auffällig ist allerdings die ausgesprochen reichliche nervöse Versorgung der Venenbalken. Die Geflechte sind hier dichter und stärker ausgeprägt als in den übrigen Trabekeln von ungefähr derselben Stärke. An den Verzweigungsstellen der Trabekel setzen sich intra- und auch peritrabekulärer Plexus auf den abzweigenden Balken fort. Hier kann man an günstigen Schnitten eine Durchmischung beider Plexus beobachten: Fasern des peri-

trabekulären Plexus beteiligen sich im abzweigenden Trabekel nunmehr an der Bildung des intratrabekulären Geflechtes und umgekehrt. Diese Durchflechtung ist stärker als die schon gewöhnlich vorkommenden Verbindungen zwischen peri- und intratrabekulärem Plexus. Besonders auffällig ist die manchmal büschelförmige Aufsplitterung einzelner Nervenfasern des abgezweigten Trabekels an der Verzweigungsstelle. Die Längsrichtung des intratrabekulären Plexus ist gleichlaufend zur Längsrichtung des Trabekels. An den Abgangsstellen der Trabekel von der Kapsel findet man immer fließende Übergänge von Kapsel- und Trabekelnerven. Auch hier läßt sich manchmal die oben beschriebene büschelförmige Verzweigung einer Trabekelnervenfaser beobachten. Intra- und besonders peritrabekulärer Plexus senden häufig Zweige in die Pulpa. Man kann aber auch beobachten, daß die Fasern des peritrabekulären Plexus eines Trabekels in den eines in der Nähe befindlichen übergehen.

Harting (1944) sah in der Menschenmilz keinen peritrabekulären Plexus, nur einen intratrabekulären, der stellenweise sehr gut ausgebildet war. Die terminalen Nervenstrukturen, die dem von Stöhr jr. beschriebenen Terminalretikulum entsprechen, gewinnen Beziehungen zu den Muskel- und besonders auch den Bindegewebsszellen. — In der Hundemilz fand Harting (1944) keinen so engmaschigen intratrabekulären Plexus wie beim Menschen. Außerdem beschreibt er hier einen peritrabekulären Plexus der hauptsächlich die Balkenmuskulatur versorgt, aber auch Zweige in die Pulpa sendet. — In der Schafsmilz besteht ein viel dichterer engmaschiger intratrabekulärer Plexus als in der Hundemilz, der peritrabekuläre ist feiner. — Für die Milz des Pferdes beschreibt derselbe Autor intratrabekuläre Plexus „von größter Ausdehnung und Stärke“; auch der peritrabekuläre ist gut ausgebildet. Letzterer schickt Fasern zum intratrabekulären Plexus und auch zur Pulpa. Außerdem fand Harting im peritrabekulären Plexus markhaltige Nervenfasern. — Tischendorf (1948) fand beim Schwein einen sehr gut ausgebildeten Plexus an der Oberfläche der Balken, der ohne eine anatomische Unterscheidung zu zeigen — kontinuierlich in den Pulpaplexus überging. Außerdem beobachtete auch Tischendorf im peritrabekulären Plexus recht zahlreiche markhaltige Nerven. In der Schweinemilz laufen nur wenige Fasern intratrabekulär. — Lentz (1952) beschreibt in der Kaninchenmilz sehr gering ausgeprägte intra- und peritrabekuläre Plexus. Beide stehen untereinander in Faseraustausch und senden auch Zweige in die Pulpa.

Dieses unterschiedliche Verhalten in der Ausbildung der Trabekelplexus ist schwer verständlich. Einerseits ist es natürlich, daß die Trabekel je nach ihrem Gehalt an glatter Muskulatur und ihrer Stellung innerhalb der Funktion der Milz eine verschieden

starke nervöse Versorgung aufweisen (vgl. Lentz, 1952: Kaninchenmilz). Ob diese Versorgung aber vom peri- oder vom intratabekulären Plexus aus übernommen wird, ist vorläufig noch völlig ungeklärt. Man könnte hier im Hinblick auf die Befunde Hartings (1944) bei der Pferdemilz (wo Fasern des peritrabekulären Plexus die Hülseninnervation besorgen) eventuell eine Beziehung zwischen der Ausbildung des peritrabekulären Plexus und der Hülseninnervation oder -funktion vermuten. Anderseits ist es denkbar, daß die verschiedene Ausbildung der Trabekelplexus durch die Herkunft ihrer Fasern aus den verschiedenen verlaufenden größeren Nerven erklärbar sein könnte. Hier wäre die

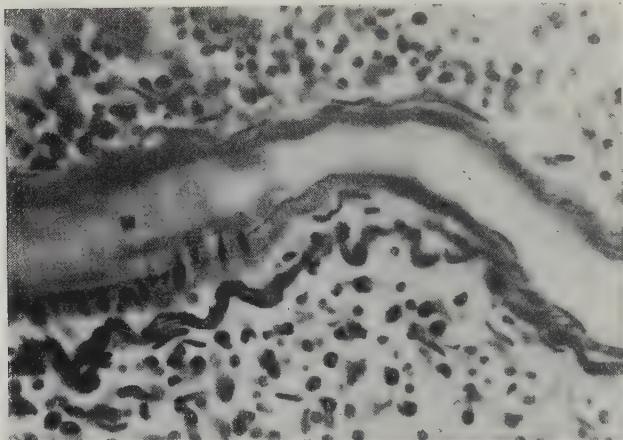


Abb. 4. Größerer Nerv in der Adventitia einer Follikelarterie, längs geschnitten.
Versilbert nach Bodian. Vergr. ca. 375fach

Schweinemilz (Tischendorf, 1948) mit ihren großen freien Nerven in der Pulpa, die die gut ausgebildeten peritrabekulären Geflechte bilden, erwähnenswert.

Ich fand an den größeren Arterien und Venen, abgesehen von den Begleitnervenbündeln (s. Abb. 4) an der Grenze zwischen Adventitia und Balken, einen sehr engmaschigen adventitiellen Plexus zwischen Media und Adventitia, der in der Längsrichtung des Gefäßes angeordnet ist. Ich konnte fast regelmäßig sich in die Media einsenkende Fasern beobachten. Sie bilden dort ein sehr feines engmaschiges Geflecht. Von den Maschen dieser Plexus aus ziehen feine Nervenfasern zur Intima. Sie bilden hier, an der Grenze zwischen Intima und Media, ein ungleich feineres Geflecht (s. Abb. 5), dessen Ausläufer teilweise direkt subendothelial zu

liegen kommen. Manchmal scheinen sie in den Endothelzellen selbst zu enden. Die Innervationsverhältnisse entsprechen also durchaus den von den Blutgefäßen anderer Organe her bekannten. Innerhalb der Media konnte ich keine spezifischen Endigungen feststellen, wie es mir überhaupt nie gelang, irgendwelche spezifischen Endigungsformen nachzuweisen. Die Nervenfasern scheinen sich immer wieder untereinander zu verbinden und immer weiter aufzuteilen. Manchmal hatte man den Eindruck einer knopfförmigen Endigung (s. Abb. 6). Dies mag aber an der Schnittrichtung liegen, so daß eine Varicosität, wie sie ja immer bei den marklosen Nerven beschrieben wird, gerade abgeschnitten war.



Abb. 5. Plexus zwischen Adventitia und Media und zwischen Media und Intima einer Follikelarterie. Überzeichnet. Versilbert nach Bodian, Plasmafärbung nach van Gieson. Vergr. ca. 375fach

Glaser (1928) beschreibt an den Blutgefäßen der Milz eine ähnliche Anordnung der Gefäßplexus wie in anderen Organen. Er fand einen feinen adventitiellen Plexus, der der Media dicht aufliegt, und ein sehr feines Geflecht zwischen dieser und der Intima. Vom adventitiellen Plexus aus ziehen Nervenfasern in die Media selbst. In der tunica media fand Glaser rundlich-birnenförmige Nervenendigungen. Er hält diese Gebilde für vasomotorischer Art. — Venen und Arterien haben nach ihm dieselbe nervöse Versorgung, nur sind die Geflechte an den Venen weniger gut ausgebildet. Harting (1944), Tischendorf (1948) und Lentz (1952) beschreiben alle denselben Innervationsmodus an den Blutgefäßen der Milz, wie ihn Glaser fand, und wie er für alle anderen Gefäße auch gilt (Stöhr, 1938). Allerdings konnte keiner der Untersucher die von Glaser (1928) beschriebenen spezifischen Endigungen sicherstellen.

Die Begleitnervenbündel der Arterien, die zwischen Adventitia und Balken ziehen, teilen sich mit der Arterie auf. Ein Teil der Nerven zieht, nachdem die Arterie den Balken verlassen hat, mit den Trabekeln weiter, der andere bleibt in der Nähe des Gefäßes. Diese größeren Nerven ziehen im allgemeinen in der Adventitia der Follikelarterien (Längere Pulpaarterien konnte ich in meinen Präparaten nie feststellen. Die Balkenscheide verlor sich immer erst kurz vor den Follikeln.) Manchmal liegen die Nerven am äußeren Rand der Adventitia, meistens aber direkt in der Adventitia. Sie geben Seitenzweige zum Plexus der Follikelarterie und zu den Follikeln ab. Manchmal gehen die von der Arterie kommenden Nerven aber auch so enge Beziehungen zu Trabekeln ein, d. h. lagern sich ihnen so dicht auf, daß die Entscheidung im Einzelfall, von woher solch ein Nervenbündelchen abgezweigt ist, nur an Schnittserien gefällt werden kann. Aber auch dieses ist wegen der außerordentlich starken Durchflechtung schon der größeren Nerven und ihres stark gewellten Verlaufs sehr schwierig. — In die Malpighischen Körperchen ziehen auch Fasern, die aus den Gefäßplexus der Follikelarterie kommen. Es handelt sich dabei allerdings immer nur um ganz feine Nervenfasern. — Innerhalb des Follikels kann man an dessen Kapillaren in seltenen Fällen ein sehr feines Geflecht beobachten, über dessen Herkunft ich aber nichts aussagen kann.

Zusammenfassend muß ich also feststellen, daß ich nicht genau klären konnte, von wo aus die Follikel versorgt werden und wie die Anordnung der Nerven im Follikel selbst ist. Nach meinen Befunden scheinen die Follikel also von den Gefäßplexus, von den großen Gefäßnerven und den Trabekelnerven ihre Zuflüsse zu erhalten. Ich halte eine genaue Klärung dieser Innervationsverhältnisse nur durch graphische Rekonstruktion für möglich, wobei natürlich eine vollständige Imprägnation der Nerven vorausgesetzt werden muß.

In der Randzone der Follikel fand ich häufig feine fibrilläre Bildungen, die ihn bogenförmig umspannen. Da ähnlich verlaufende Fasern aber auch in nach Gömöry versilberten Präparaten nachweisbar waren, und auch in Präparaten, bei denen die Elastica mit Orcein dargestellt war, möchte ich annehmen, daß es sich bei diesen Fasern um junge elastische oder retikuläre Elemente handelt (vgl. auch Plenk, 1927; von Herrath, 1935 (Schaf), 1949; Tischendorf, 1948).

Die Nervenversorgung der Follikelarterien zeigt kein von dem weiter oben geschilderten Innervationsmodus der großen Arterien

abweichendes Verhalten. Man findet außer den in das Malpighische Körperchen ziehenden Fasern ab und zu Verbindungen in Form einzelner Nervenfasern zum Geflecht in der roten Pulpula.

Harting (1944) beschreibt beim Menschen und beim Pferd in der Randzone der Malpighischen Körperchen feinste Nervenfaserchen in plexiformer Anordnung. — Tischendorf (1948) beschreibt beim Schwein feine Pulpanervenbündel, die ein Malpighisches Körperchen geradezu umkreisen. Von ihnen ziehen abzweigende Fasern zentripetal in den Follikel hinein, bis dicht an die Follikelarterie. Tischendorf nimmt eine Geflechtabbildung innerhalb des Follikels als wahrscheinlich an. Außerdem beobachtete er eine Aufsplitterung der großen Pulpanervenbündel durch das Malpighische Körperchen mit einem gleichzeitigen

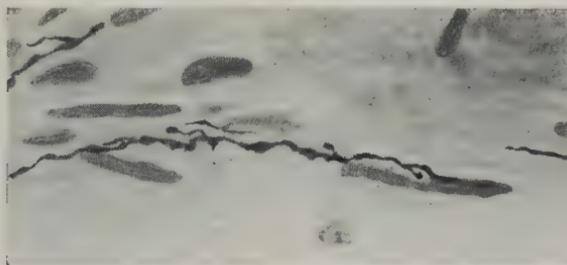


Abb. 6. „Knöpfchenförmige Endigung“ an einem Muskelzellkern in der Kapsel.
Überzeichnet. Versilbert nach Bodian, Vergr. ca. 500fach

Abgang von feinen Fasern, welche wiederum in radiärer Richtung in den Follikel hineinziehen. Diese Aufsplitterung der großen Pulpanervenbündel beschreibt Tischendorf (1948) als ein Auseinanderdrängen der Nervenbündel durch Lymphocyten. Er hält diese Erscheinung vom rein Morphologischen her gesehen für ähnlich der „lymphoidzelligen Infiltration“ der Pathologen. — Lentz (1952) fand beim Kaninchen an den Follikelkapillaren ein feines spärliches Geflecht einzelner Fasern, die aus dem Gefäßplexus der Follikelarterie entstammen sollen. Von diesem Kapillarplexus aus sollen nur wenige Fasern den Follikel durchsetzen. Außerdem beschreibt sie, daß die großen freien Nervenbündel sich immer in der Randzone und an der Oberfläche der Follikel in feinere Bündel aufzweigen, die Verbindungen zu den Geflechten an den Follikelkapillaren haben. Da sie nie Übergänge der freien Nervenbündel zum Pulpaplexus beobachten konnte, nimmt Lentz an, daß diese großen Nerven speziell für die Innervation des Lymphgewebes verantwortlich sind. — In den Lymphscheiden sah sie feine Geflechte, die aus den adventitiellen der Balkenarterien hervorgingen. — Im übrigen vermutet sie eine gemeinsame Innervation von Lymphscheiden und Follikeln.

Die Innervation der Malpighischen Körperchen kann also auch nach den Befunden von Harting (1944), Tischendorf (1948) und Lentz (1952) noch nicht als endgültig geklärt betrachtet werden. Dies könnte sicherlich einerseits mit der Schwierigkeit

der Imprägnation der Nerven im Follikel (vgl. Zeiger, 1938; Tischendorf, 1948) zusammenhängen, andererseits mit den sehr wechselnden Ausbildungsgraden und funktionellen Zuständen der Malpighischen Körperchen (vgl. Jäger, 1929).

Die Pulpaarteriolen besitzen einen feinen Plexus, der der Gefäßmuskulatur aufliegt. Allerdings ist hier nicht mehr die an den größeren Gefäßen noch ausgesprochene Längsrichtung der Plexusmaschen erkennbar. Die Nervenfasern ziehen an Biegungsstellen der Pulpaarteriolen teilweise frei durch die rote Pulpa und gehen dann wieder in den Gefäßplexus ein. Von diesen Nerven fand ich Verbindungen zum Pulpaplexus.

In den Hülsen sah ich immer feine Nervenfasern, die in der Längsrichtung der Hülse laufen und diese wieder verlassen, ohne irgendwelche speziellen Endigungen gebildet zu haben. Es könnte allerdings sein, daß sie feine Ringfasern abgeben. Manche meiner Präparate sprächen dafür. Aber da in den Hülsen der Katzenmilz häufig Eisenpigment vorkommt (von Herrath, 1935) ist es ohne weiteres möglich, daß dieses als Keim für die Silberablagerung dient, und man so den Eindruck querdurchschnittener feiner Fasern bekommt. Vereinzelt fand ich eine direkte Verbindung vom peritrabekulären Plexus zur Hülse. An günstigen Schnitten kann man dann beobachten, daß diese Fasern die Hülse in querer Richtung durchsetzen und in der Nähe der Hülsenkapillare selbst zu enden scheinen. — An den Hülsenkapillaren selbst sah ich ab und zu feine Nervenfasern, deren Zusammenhang mit irgendwelchen anderen Plexus ich leider nie beobachten konnte. Wahrscheinlich ist allerdings, daß sie zusammen mit dem Gefäß, als Fortsetzung des Arteriolenplexus, in die Hülse eintreten.

In der Milz des Menschen und des Schafes konnte Harting (1944) an den Hülsen keine Nerven nachweisen. — Die Hülsen der Hundemilz werden vom Pulpaplexus aus innerviert. Die Nerven, die er an den Kapillarhülsen fand, hängen plexusartig mit denen der Sinus und des Retikulums zusammen. Sie treten zusammen mit der Kapillare in die Hülse ein und verlassen sie dann wieder ohne spezifische Endigungen gebildet zu haben, um in das Retikulum überzutreten. — Es gelang Harting (1944), an den Hülsen der Pferdemilz faserkorbartige Nervenformationen nachzuweisen. Diese sind immer stärker argyrophil als die Nervenfaser, aus der sie durch Aufzweigung und Aufknäuelung entstehen. Die Nervenfasern, die für die Innervation der Hülsen verantwortlich sind, kommen immer von den peritrabekulären Plexus, treten dann an die Arteriolen heran und ziehen zusammen mit letzteren zur Hülse. Die Faserkörbe, nimmt Harting (1944) an, stehen zu den Kapillar-

hülsen in der „Beziehung von Endapparaten“, wie es Müller (1871) vermutet hat. — Nach Tischendorf (1948) setzen sich die Gefäßplexus kontinuierlich bis auf die Kapillaren fort. Allerdings gelang ihm im Bereich der Hülse die Darstellung der Kapillarnerven fast nie. Auf der Hülsenoberfläche beschreibt Tischendorf (1948) ein dichtes Oberflächengeflecht mit zahlreichen Remakschen Knotenpunkten, das auch Fasern in das verdichtete Hülsenretikulum hineinsendet. Dieses Oberflächengeflecht entstammt dem Pulpageflecht. In ihm konnte Tischendorf (1948) zahlreiche markhaltige Nervenfasern nachweisen. Ob diese markhaltigen Nerven an der Hülsenoberfläche in der Schweinmilz den von Harting (1944) in der Pferdemilz beschriebenen „Faserkörben“ entsprechen, vermochte Tischendorf (1948) nicht zu entscheiden. Außerdem beobachtete er feine Nervenbündel, die, aus einem großen Pulpanerven kommend, sich vor der Hülse gabelförmig aufteilen, die Hülse durchziehen, und dann an der Innervation eines feineren Trabekels teilnehmen. Also gelang es auch Tischendorf (1948) nicht, an den Hülsen der Schweinemilz spezifische Endigungen festzustellen. Nur einmal sah er, daß eine aus der Pulpa kommende Nervenfaser die Hülse durchzog und im Bereich des Kapillarendothels auf einem Endothelkern mit einem „Knöpfchen“ endete. (Ähnliche „Endknöpfchen“ wurden u. a. auch von Stöhr jr. (1938) gesehen.)

Die Pulpavenen zeigen auf ihrer Wand feine Fasern, die aus dem Pulpaplexus zu kommen scheinen. Ihre feinsten Ausläufer umspinnen die Endothelzellen selbst. Ein Eintreten der Nervenfasern in die Endothelien konnte ich nie beobachten. Außerdem fand ich häufig Verbindungen zu den peritrabekulären Plexus benachbarter Trabekel. Ich sah auch dort, wo sich ein Balken direkt an eine Pulpavene anlagerte, Fasern des intratrabekulären Plexus — ohne Vermittlung des peritrabekulären — in die Venenwand übertreten. — Die Balkenvenen werden dort, wo sie außer dem Endothel noch keine eigene Wandung besitzen, von dem Plexus des sie umhüllenden Balkens innerviert. Man kann beobachten, daß sich einzelne Fasern aus den Trabekelplexusmaschen lösen und schräg durch den Trabekel hindurch zum Endothel ziehen. Sie laufen dann direkt subendothelial und scheinen hier ein feines Geflecht zu bilden. Allerdings ist letzteres aus technischen Gründen sehr schwer zu entscheiden.

Harting (1944) beschreibt an den Balkenvenen der Menschenmilz gruppierte Plexus, die Zweige zur Pulpa abgeben. — In der Hundemilz fand er an den Venen besonders wenig Nerven. Er führt dieses auf das Fehlen kontraktiler Elemente in der Venenwand zurück (die Pulpavenen der Hundemilz sind auf weite Strecken nur Endothelrohre). — An den kleinsten Venen der Pferdemilz sah Harting auffallend reichliche Nerven, besonders in der Nähe der Lymphscheiden, wo beim Pferd auch besonders viel kleine Venen vorkommen (Hartwig, 1948). Die Nerven

sind alle in der Größenordnung der „nervösen Plasmastränge“, die sich den Endothelien direkt anlegen und sie streckenweise begleiten. Die Venennerven entstammen beim Hund wie auch beim Pferd aus dem Pulpagedeck. — Auch Tischendorf (1948) konnte in der Schweinemilz feststellen, daß die „nervöse Versorgung der kleineren Milzvenen von den herantretenden Pulpanerven geliefert wird“.



Abb. 7. Feine Nervenfaser im Pulporetikulum
mit Schwannschem Kern. Überzeichnet.
Versilbert nach Bodian, Vergr. ca. 375fach.

In der roten Pulpa, deren Gerüst bei der Katze nur aus Retikulum besteht ist ein stellenweise dichtes Geflecht einzelner Nervenfasern vorhanden. Größere freie Nerven konnte ich, wie schon erwähnt, nie in der roten Pulpa beobachten. Ich fand auch nie Nervenbündel in Trabekeln oder an Gefäßen, die nur die rote Pulpa innervieren. Der Pulpaplexus erhält seine Faseranteile aus den peritrabekulären Plexus, aus den Gefäßplexus und von den Begleitnervenbündeln der Arterien. Manchmal sieht man auch Fasern des intratrabekulären Plexus und Fasern der großen Trabekelnerven zur roten Pulpa abzweigen. Es scheint also eine sehr starke Durchflechtung und Durchmischung aller Nervenfasern in der roten Pulpa stattzuhaben (vgl. auch Riegele, 1929; Stöhr jr., 1938). — Die Nervenfasern ziehen entlang den Retikulumfasern, eingebettet in das Leitplasmadium mit den Schwannschen Kernen (s. Abb. 7). Hier konnte ich nicht entscheiden, ob sie wirklich nur neben den Retikulumfasern ziehen, oder vielleicht doch schon hier intraplasmatisch laufen. Aber da ich oft beobachten konnte, daß die Nervenfasern über die lichtoptisch leeren Lücken

des Retikulums hinwegziehen, ist anzunehmen, daß sie extraplasmatisch laufen. — Man kann feine Fäserchen beobachten, die nach dem Verlust des Leitplasmodiums in eine Retikulumzelle eintreten, dem Kern ausweichen und dann unverändert wieder heraustreten. Hier liegt dann also ein intraplasmatischer Verlauf vor. Man bekommt aber auch Bilder zu Gesicht, in denen sich die Nervenfaser vor Erreichen der Retikulumzelle dichotomisch teilt und die Zelle gabelförmig umfaßt. Sie liegt dann dem Rand des Zelleibs dicht auf. Ob es sich bei diesen beiden eben beschriebenen Verlaufsarten um zwei verschiedene — also intra- und extraplasmatischen Verlauf — handelt, kann ich in diesem Rahmen nicht entscheiden.

Spezifisch gebaute Endformationen konnte ich auch hier nicht beobachten. Allerdings fand keiner der neueren Untersucher im Milzretikulum irgendwelche Endformationen. Nur Lentz (1952) sah manchmal eine zarte Netzform der feinsten imprägnierbaren Fasern innerhalb der Retikulumzellen. Harting (1944) und Tischendorff (1948) dagegen sind beide der Ansicht Riegeles (1932), daß der intraplasmatische Verlauf der feinsten Nervenfasern die nervöse Erregungsübertragung auf das Retikulum gewährleistet und es infolgedessen keiner besonderen Endigungsform bedarf.

In der Milz des Menschen beobachtete Harting (1944) verhältnismäßig schwach ausgebildete Netzformationen in der Größenordnung kernhaltiger nervöser Plasmastränge im Raum zwischen den Sinus. Sie haben Verbindungen zu den intratrabekulären Geflechten und, teilweise, über diese zu den Gefäßen. Die Pulpanerven liegen der Sinuswandung eng an und haben noch innigere Beziehungen zu den Sinuendothelen in Form der Terminalnetzchen. Ob diese Netzchen in die Endothelen selbst eindringen, konnte Harting (1944) wegen des Fehlens einer Plasmafärbung nicht feststellen. Eine besondere Nervenversorgung des Retikulums der menschlichen Milz war nicht nachweisbar. Harting (1944) nimmt es aber als sehr wahrscheinlich an, daß das Retikulum vom Pulpaplexus aus Nervenreize empfangen kann. — Beim Hund konnte Harting (1944) feststellen, daß Retikulum, Sinus, Hülsen und arterielle Endkapillaren gemeinsam von dem sehr reichlich ausgebildeten Pulpaplexus versorgt werden. Dieser Pulpaplexus ist ein äußerst zartes und feines Netzwerk aus allerfeinsten Fäserchen. Er entsteht durch Aufteilung der großen freien Pulvanervenstränge, durch Abzweigung von Nerven aus den Geflechten der Pulaarterien und aus den peritrabekulären Plexus. In der Größenordnung der nervösen Plasmastränge existieren auch Verbindungen zu intratrabekulären Plexus kleinerer Trabekel. An den Sinus beschreibt er sich innig anlagernde Nervenfasern. Vom Pulpaplexus ausgehende noch zartere Netze lagern

sich an und in die Retikulumelemente. Bei dieser innigen Durchmischung aller Anteile eines solchen Innervationsbezirkes hält Harting (1944) es nur für auf experimentellem Wege möglich, bestimmte Leitungsbahnen nachzuweisen. — In der Pulpa der Schafsmilz fand Harting (1944) ein dichtes Geflecht, das in einem gewissen Organbezirk immer Pulpamuskulatur und Pulparteriolen gemeinsam versorgt. Die Pulpnerven stammen zum größten Teil von den Nerven der Gefäße, zum kleineren Teil von denen der Trabekel. Auf der Oberfläche der Pulpamuskelfasern fand Harting (1944) die typischen terminalen Nervenstrukturen. — Irgendwelche Beziehungen terminaler Nervenstrukturen zum Retikulum konnte Harting (1944) nicht feststellen. Er stellt dabei als möglich hin, daß dieses durch die möglicherweise fehlende Kontraktilität des Retikulums der Schafsmilz bedingt ist. — In der Pulpa der Pferdemilz unter-

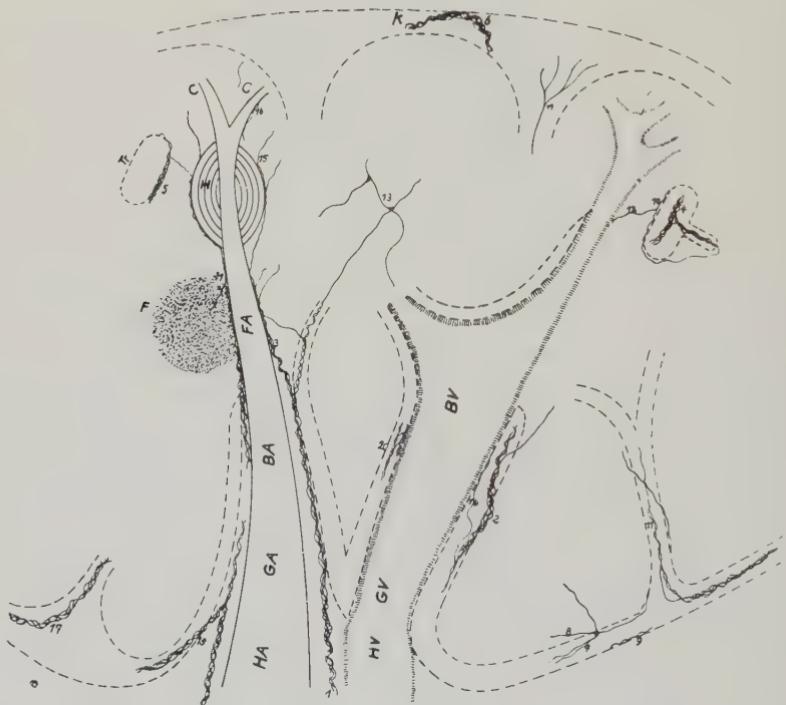


Abb. 8. Schema der Nervenversorgung der Katzenmilz. (Die wirklichen Proportionen wurden nicht berücksichtigt.) *BA* Balkenarterie; *BV* Balkenvene; *C* arterielle Endkapillare; *F* Follikel; *FA* Follikelarterie; *GA* Gefäßscheidenarterie; *GV* Gefäßscheidenvene; *HA* Hilusarterie; *HV* Hilusvene; *H* Hülse; *K* Kapsel; *Tr* Trabekel; 1 Plexus lienalis; 2 großer Nerv im Venenbalken; 3 Nerv in der Adventitia der Follikelarterie; 4 großer Nerv in einem gefäßlosen Trabekel; 5 großer Nerv auf einem gefäßlosen Trabekel; 6 Kapselnerv; 7 intrakapsuläres Geflecht; 8 subkapsuläres Geflecht; 9 subseröses Geflecht; 10 peritrabekulärer Plexus; 11 intratrabekulärer Plexus; 12 Fasern des peritratibekulären Plexus zur Pulpavene, 13 Geflecht in der Pulpa; 14 feine Nervenfasern zum Balkenvenendothel; 15 Nervenfasern zur Hülse; 16 feine Nervenfasern an arteriellen Endkapillaren; 17 größerer Nerv in der Kapsel mit Übergang in den Trabekel; 18 am Hilusgrund abzweigendes Bündel zur Kapsel; 19 büschelförmige Aufzweigung einer Trabekelnervenfaser an der Kapsel; 20 Geflecht im Venenbalken; 21 Nervenfasern zum Follikel.

scheidet Harting (1944) 1. ein großmaschiges Geflecht, das den großen Balkenerven entstammt, und, intraplasmatisch im Retikulum laufend, dieses und die Venenanfänge versorgt (das Retikulum wird außerdem durch Fasern aus den peritrabekulären und subkapsulären Plexus innerviert); 2. einen vom Retikulum völlig unabhängig verlaufenden Plexus der „interstitiellen Zellen“, der von den Nerven der arteriellen Gefäße herkommt und Verbindungen zum vorher beschriebenen Geflecht hat; und 3. die Fasern des peritrabekulären Plexus, die die Hülsen und Arteriolen versorgen (s. d.). — Tischendorf (1948) beschreibt, daß die großen freien Pulpnervenstränge beim Schwein auch die rote Pula innervieren. Er fand die Pula sehr nierenreich. Die Verbindungen zu den Oberflächengeflechten besonders der feinsten Bälkchen sind so zahlreich, daß er eine Abgrenzung der Innervationsbezirke für unmöglich hält. — An den Pulpamuskelzellen sah Tischendorf (1948) Retikularen, gestielte Plättchen und Knöpfchen, aber auch die von Harting (1944) als terminale Nervenstrukturen bezeichneten zarten Netzfomationen. Im übrigen sieht er das gesamte Pulporetikulum unter Betonung der kontraktilen Elemente als zusammenhängend innerviert und bis zur letzten Retikulumzelle nervös beeinflußt an. — Lentz (1952) fand, daß die Fasern des Pulpaplexus beim Kaninchen hauptsächlich aus den Plexus der feineren Lymphscheidenarterien stammen. Die Geflechte der Arteriolen und Kapillaren sind regelmäßig mit dem Pulpaplexus verbunden. Daneben beschreibt sie noch Faserabgänge des subkapsulären, peri- und intratrabekulären und des Follikelplexus zum Pulpageflecht. — Die Retikulumnerven laufen intraplasmatisch und erreichen jede Retikulumzelle, wo Lentz (1952) manchmal eine zarte Netzform sah. An den Sinus der Kaninchenmilz kommen nach Lentz (1952) bedeutend weniger Nervenfasern vor als an den arteriellen Endkapillaren. Nur an den subkapsulären und peritrabekulären Sinus konnte sie im Endothel feine Fasern nachweisen, die jeweils aus dem entsprechenden Plexus herstammen. Zwischen Sinus und arteriellen Endkapillaren bekam sie nie nervöse Verbindungen zu Gesicht.

Besprechung

Die auffallende Bevorzugung der Trabekel in der Nervenversorgung und die Verbindungen der Trabekelpexus zu allen übrigen Nervengeflechten der Milz lassen die zentrale Stellung der Balken in der Funktion der Katzenmilz deutlich werden. Diese Art der Nervenversorgung wurde von Harting (1944) auch für Pferd und Hund beschrieben. Auch mein Befund der ausgesprochen reichlichen Versorgung der Venenbalken bestätigt vom Innervationsbild her die Angaben von Herraths (1935) über die Funktion der Venenbalken in der Katzenmilz. Sie sind das einzige System in der Katzenmilz, das die Entleerung und Stellung der Venen bewirken kann. — Die häufigen nervösen Verbindungen

zwischen Arteriolen und Trabekelplexus einerseits und Pulpaplexus andererseits sprechen auch für die Sperrfunktion, die die Arteriolen, besonders in ihrem präglumären Abschnitt, haben müssen. Die Trabekel üben hier nach von Herrath (1935) eine „Stellfunktion“ im Dienste der Arbeitsteilung innerhalb des Retikulums aus. — Die Hülseninnervation, die vom Pulpageflecht geliefert wird, deutet auf die von vielen Autoren postulierte Filterfunktion der Hülsen in der Katzenmilz im Dienste des Retikulums. — Gleichzeitig spricht die im Verhältnis zu Kaninchen (Lentz, 1952) und Mensch (Harting, 1944) ausgesprochen reichliche nervöse Versorgung der Kapsel für deren Möglichkeit, sich aktiv an der Milzkontraktion zu beteiligen. Der stark gewellte Verlauf der Nerven, wie er auch von Harting (1944) für Pferd und Hund beschrieben und von Riegele (1929) als Dehnungsschutz gedeutet wurde, gibt einen Hinweis auf die Ausdehnungsfähigkeit des Organs.

Die nervöse Versorgung der Malpighischen Körperchen scheint, soweit ich das aus den Angaben Hartings entnehmen konnte, bei Pferd und Hund weniger reichlich als bei der Katze zu sein. Allerdings ist die Nervenversorgung des Lymphgewebes bei der Katze nicht so reichlich wie in einer ausgesprochenen Stoffwechselmilz, wo schon im Hilusbereich spezielle große Nervenbündel für die Nervenversorgung des Lymphgewebes abgesondert werden (Lentz, 1952: Kaninchen).

In der Katzenmilz ist also der Typ der Speichermilz auch in der Nervenversorgung verwirklicht. Durch die engen nervösen Verbindungen zwischen Kapsel, Trabekeln, Gefäßen und Retikulum ist die funktionelle Einheit des Organs bei Speicherung und Entleerung gesichert.

Zusammenfassung

1. An der Kapsel finden sich subserös, intrakapsulär und subkapsulär Plexus, von denen der stärkste der intrakapsuläre ist. Alle drei Geflechte haben untereinander Verbindungen.
2. Die Trabekel haben gut ausgebildete intra- und peritrabekuläre Plexus, die untereinander Verbindungen haben und an den Abgangsstellen der Trabekel von der Kapsel ohne Grenze in den intra- und subkapsulären Plexus übergehen.
3. Der subkapsuläre und peritrabekuläre Plexus senden Zweige in die Pula.

4. Die Arterien zeigen die auch sonst vorkommenden Geflechte.
5. Die Follikel erhalten Nervenfasern von den Begleitnerven und den Gefäßplexus der Follikelarterien.
6. In der roten Pulpa befindet sich ein stellenweise dichtes Geflecht einzelner Nervenfasern, die noch die Schwannschen Kerne besitzen. Erst nach Verlust derselben sind feine Fasern intraplasmatisch nachzuweisen. Der Pulpaplexus einerseits, und die Nervengeflechte der Arteriolen, Kapillaren und Hülßen andererseits, gehen so ineinander über, daß anatomisch eine Trennung der einzelnen Geflechte nur willkürlich möglich ist.

Schrifttum

Asai: Über die Struktur der Milz. Mitt. med. Ges. Tokio **22** (1908). — Bacq, Z. M., et P. Fischer: Nature de la substance sympathicomimétique extraite des nerfs ou des tissus des mammifères. Arch. internat. Physiol. **55** (1947) Fasc. 1, 73. — Bacq, Z. M., et H. Frédéricq: Sur la nature de l'innervation de la rate. Action des agents pharmacodynamiques. Arch. internat. Physiol. **41** (1935) Fasc. 3, 322—333. — Barcroft, J., and Stephens: Observations upon the size of the spleen. J. Physiol. **64** (1927) 1. — Davis, J. E.: Response of the Exteriorized Spleen to Ephedrine, Acetyl Choline, Pilocarpine, and Pituitrin. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. (Am.) **36** (1937) 71. — Dogiel, A. S.: In Enzyklopädie d. mikrosk. Technik. 3. Auflage, 2, 1926. — Domenjoz, R., und Fleisch: Die Wirkung kreislaufaktiver Pharmaka auf die Speicherfunktion der Milz. Arch. exper. Path. (D.) **195** (1940) 609. — Fusari, R.: Sul modo di distribuirsi delle fibre nervose sul parenchima della milza. Monit. zool. ital. **3/4** (1892/93) 144. — Glaser, W.: Über die vasomotorische Innervierung der Blutgefäße der Milz nebst Bemerkungen zur intramuralen Nervenversorgung der Blutgefäße im Knochenmark. Z. Anat. **87** (1928) 741. — Harting, K.: Vergleichende Untersuchungen über die mikroskopische Innervation der Milz des Menschen und einiger Säugetiere. Erg. Anat. **34** (1952) 1—60 (Nachdruck von 1944). — Hartwig, H.: Die makroskopischen und mikroskopischen Merkmale und die Funktion der Pferdemilz in verschiedenen Lebensaltern und bei verschiedenen Rassen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **55** (1948) Heft 3/4, 287—410. — Henschen, C., und Reissinger: Beiträge zur klinischen Physiologie der Milz: Experimentelle Untersuchungen über die Volumenschwankungen und die Kontraktilität der Milz, über ihre Durchblutung und über die Sperrmechanismen der Milzarterie. Dtsch. Z. Chir. **210** (1928) 1—36. — von Herrath, E.: Bau und Funktion der Milz. Z. Zellforsch. usw. **23** (1935) 375. — Ders.: Vergleichend-quantitative Untersuchungen an acht verschiedenen Säugermilzen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **37** (1935) 389—406. — Ders.: Über einige Beobachtungen bei der Durchspülung verschiedener Säugermilzen. Anat. Anz. **80** (1935) 38. — Ders.: Zur vergleichenden Anatomie der

Säugermilz und ihrer Speicher- und Stoffwechselaufgaben. Med. Klin. **41** (1938) 1. — Ders. und S. Abranow: Atlas der normalen Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen. G. Thieme, Stuttgart 1950. — Jäger, E.: Die Gefäßversorgung der Malpighischen Körperchen in der Milz. Z. Zellforsch. usw. **8** (1929) 3. — Kondratjew, N.: Zur Lehre von der Innervation der Bauch- und Beckenhöhlenorgane beim Menschen. I. Mitt. Z. Anat. **90** (1929) 178. — Lauda, E.: Die Physiologie der Milz. Urban und Schwarzenberg, Berlin-Wien 1933. — Lawrentjew, B. U.: Morfologija awtonomnoi nerwnoi sistemij. Medgis, Moskwa 1946. — Lentz, H.: Die Nervenversorgung der Kaninchenmilz. Z. Zellforsch. usw. **37** (1952) 494—512. — Margorin, E. M.: Der Plexus lienalis und sein Verbreitungsgebiet beim Menschen. Z. Anat. **97** (1932) 356. — Müller, W.: In Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. 5. Bd., S. 251, Leipzig 1871. — Plenk, H.: Über argyrophile Fasern (Gitterfasern) und ihre Bildungszellen. Erg. Anat. **27** (1927) 302. — Riedel, H.: Das Gefäßsystem der Katzenmilz. Z. Zellforsch. usw. **15** (1932) 459—529. — Riegele, L.: Über die mikroskopische Innervation der Milz. Z. Zellforsch. usw. **9** (1929) 511. — Ders.: Die Bedeutung des retikuloendothelialen Syncytiums als Scheidenplasmodium des fibrillären nervösen Endnetzes in Leber, Milz und Nebenniere. Z. Zellforsch. usw. **15** (1932) 311—330. — Ders.: Beitrag zur Kenntnis des Scheidenplasmodiums im autonomen Nervensystem. Z. Zellforsch. usw. **15** (1932) 374—396. — Romeis, B.: Mikroskopische Technik. Leibniz-Verlag, München 1948. — Samuel, E. P.: Towards Controllable Silver Staining. Anat. Rec. **116** (1953) No. 4, 511. — Schabadasch, A.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Milzarterien. Versuch einer Analyse der Evolutionsbahnen des peripherischen Gefäßsystems. Z. Anat. **104** (1935) 502. — Steger, G.: Zur Biologie der Milz der Haussäugetiere. Dtsch. tierärztl. Wschr. **46** (1938) 609—614. — Ders.: Die Artmerkmale der Milz der Haussäugetiere. Morph. Jb. **83** (1939) 125—157. — Stöhr jr., Ph.: Das peripherische Nervensystem. In: Hdb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen, Bd. IV/1, 1928. — Ders.: Beobachtungen und Bemerkungen über die Endausbreitung des vegetativen Nervensystems. Z. Anat. **104** (1935) 133. — Ders.: Die mikroskopische Innervation der Blutgefäß. Erg. Anat. **32** (1938) 1. — Tischendorf, F.: Beobachtungen über die feinere Innervation der Milz (nach Untersuchungen an der Schweinemilz). Kölner Universitätsverlag, Köln 1948. — Zeiger, K.: Physikochemische Grundlagen der histologischen Methodik. Wiss. Forschgsber. naturwiss. Reihe **48** (1938).

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Heidelberg
(Direktor: Prof. Dr. med. H. Hoepke)

Das Cranium eines Embryos des Gürteltieres *Zaedyus minutus* (65 mm Sch.-St.)

Von
Wolfgisbert Reinbach

Mit 30 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 23. Juni 1954)

Vor einiger Zeit veröffentlichte ich einen detaillierten Beitrag zur Entwicklung des Craniums von *Dasypus novemcinctus* (22, 23). Die Arbeit stellte eine Ergänzung für die von Fawcett (7, 8) untersuchten Stadien dar und ging von dem Gedanken aus, für einen einzelnen Säuger eine möglichst zusammenhängende Stufenreihe der Entwicklung des Craniums zu erhalten. — Im vergleichenden Teil bezog ich mich dabei bereits vielfach auf den hier im folgenden beschriebenen Embryo von *Zaedyus minutus*. — Die Veröffentlichung eines einzelnen Stadiums scheint das Prinzip zu durchbrechen, nur geschlossene Entwicklungsreihen darzustellen; sie erschien mir indessen dennoch angebracht, da das Tier sich in einer recht fortgeschrittenen Entwicklungsstufe befindet, und da bei der nahen Verwandtschaft zwischen *Dasypus* und *Zaedyus* ein ziemlich weitgehender Vergleich erlaubt zu sein scheint. — So rundet die Darstellung des Craniums von *Zaedyus* (Tribus Euphractini) unsere Kenntnisse über das Cranium der Gürteltiere allgemein ab und erweitert sie zugleich. — Neben engen Übereinstimmungen fand sich auch einiges Neue, Dinge, die nach der Kenntnis der Entwicklung bei *Dasypus* nicht unbedingt zu erwarten waren.

Der Embryo stammt, das sei hier nochmals dankend vermerkt, aus dem Besitz von Herrn Professor Starck, Frankfurt, der ihn mir zur Herstellung einer Serie freundlich überließ. Die Serie befindet sich jetzt in seinem Besitz.

Nach den vorliegenden Angaben besaß der Embryo eine Länge von 65 mm Sch.-St.; Fixation unbekannt, aber einwandfrei. Der Kopf wurde

entkalkt und vor der Einbettung in Celloidin photographiert und gemessen. — Schnittserie 25 μ , Färbung Schnitt um Schnitt abwechselnd Hämatoxylin (Delafield) — Erythrosin — Orange-G und Azan. Schnittrichtung transversal. Das Modell wurde nach der Born-Peterschen Methode in 20facher Vergrößerung hergestellt. Ein nicht abgebildetes Teilmodell der Schädelbasis mit dem Parasphenoid wurde bei 60facher Vergrößerung hergestellt.

Über die systematische Stellung von *Zaedyus* (nach Simpson, 27) wurde schon in der Arbeit über *Dasyurus* berichtet; daraus ist zu ersehen, daß *Zaedyus* zusammen mit *Euphractus (sexcinctus)* und *Chaetophractus* in einem Tribus steht. — *Zaedyus* („Pichi“) ist das kleinste vorkommende Gürteltier; um so erstaun-

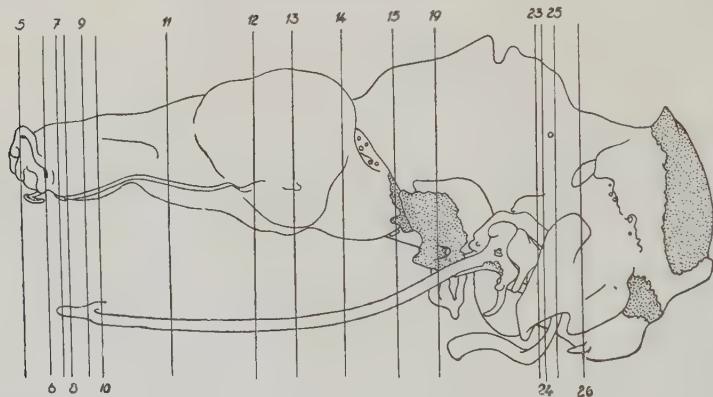


Abb. 1. *Zaedyus minutus*. — Umrißzeichnung einer Wachsplattenrekonstruktion des Primordialcraniums bei 20facher Vergr. — Vgl. Abb. 27. Ansicht von links, ohne Deckknochen. — Angabe der Transversalschnitte der nachfolgenden Abbildungen. — Hier 4 : 1

licher ist die verhältnismäßige Größe seines Craniums. Die auffallende Übereinstimmung mit *Dasyurus* ist nicht verwunderlich, wenn man die von paläontologischer Seite gemachten Feststellungen zu Rate zieht. Nach Simpson (26) sind die Gürteltiere vergleichsweise nur in geringem Maß ausdifferenziert; sie erwarben jedoch frühzeitig einen fundamentalen strukturellen Typus, der dann vom oberen Paläozän bis heute relativ unverändert geblieben ist. Gewisse Aussagen über diese Struktureigentümlichkeiten lassen sich an Hand des nach dieser Arbeit vorliegenden Gesamtmaterials bereits machen, es sind aber immer nur positive Angaben, das ist das einzige Negative an ihnen. Negative Aussagen, d. h. solche, die vom absoluten Fehlen bestimmter, sonst bei Säugern vorkommender Strukturen reden, darf man m. E. so lange nicht machen, als man nicht sämtliche

Arten untersucht hat; solange ist man, das ist die Erfahrung aller Morphologen, vor Überraschungen nicht sicher, wie auch diese Untersuchung zeigen wird.

Ich werde mich in der nachfolgenden Schilderung der einzelnen Regionen kurz fassen; das scheint mir im Hinblick auf die Übereinstimmungen mit *Dasypus* erlaubt zu sein. — Ein Vergleich zu *Dasypus* wird häufig gezogen; nur Neues wird ausführlicher geschildert, und auch dort, wenn möglich, auf die Abbildungen verwiesen. Ich habe sie zum besseren Vergleich möglichst aus dem gleichen Blickwinkel photographiert und dann gezeichnet wie dort. — Die Besprechung und der Vergleich der einzelnen Dinge erfolgt jeweils sogleich im Anschluß an den erhobenen Befund. — Schließlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß ich das *Os parasphenoidale* bereits in einer besonderen Arbeit (21) besprochen habe; an entsprechender Stelle wird darauf nochmals verwiesen.

I Regio ethmoidalis

Wie bei *Dasypus* läßt sich ohne Mühe eine Pars anterior, posterior und lateralis unterscheiden.

Zunächst sei jedoch das *Tectum nasi* besprochen, das allen diesen Teilen gemeinsam ist. — Der langgestreckte vordere Teil zeigt keine Besonderheiten; die vordere Begrenzung wird durch eine mittelmäßig ausgebildete *Crista supranarialis* gebildet. Das Foramen epiphanaiale befindet sich etwas weiter vorn als bei *Dasypus*, bezogen auf die Lage der Pars lateralis. Die Grenze zwischen dem vorderen und dem hinteren Teil des Daches, der *Lamina cribrosa*, verläuft etwas schräger von medial vorn nach lateral hinten. — An der *Lamina cribrosa* lassen sich die drei Abschnitte: Pars verticalis transversa, Pars verticalis longitudinalis und Pars horizontalis unterscheiden. Die beiden ersten Teile stehen streng genommen nicht vertical, sondern schräg; insbesondere fällt die Pars transversa nicht so steil ab. Die Foramina paraseptalia sind größer und unregelmäßiger geformt und teilen sich zur Naseninnenseite vielfach in mehrere kleine Kanälchen. Das Foramen criboethmoidale für den Nervus ethmoidalis liegt an typischer Stelle vorn medial im Winkel zwischen Pars transversa und longitudinalis.

Der *Paries nasi* ist entsprechend der mächtigen Ausbildung der Pars lateralis stark nach außen vorgebuckelt. — Da auch hier

bei *Zaedyus* die Pars posterior der Nase eine größere seitliche Ausdehnung besitzt als die Pars anterior, und andererseits die Pars lateralis vorn neben dem hinteren Abschnitt der Pars anterior, hinten jedoch — und zwar mit einem wesentlich größeren Abschnitt — neben der Pars posterior liegt, ragt die Pars lateralis mit ihrem hinteren Abschnitt am weitesten zur Seite, so daß eine ausgeprägte Prominentia posterior entsteht. — Das Planum

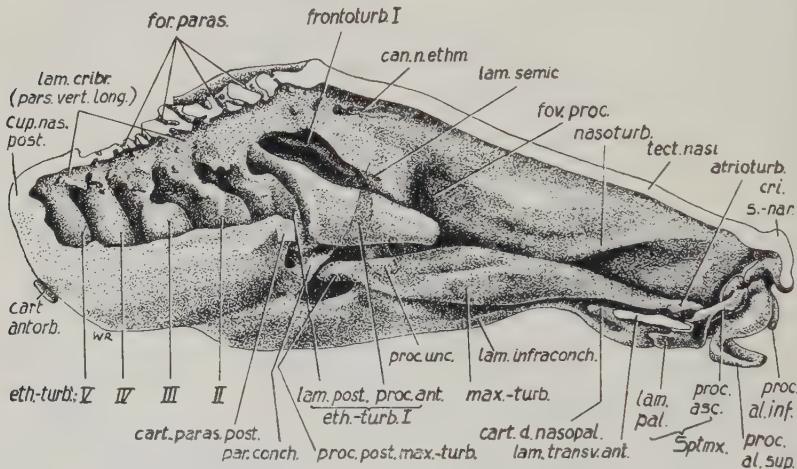


Abb. 2. *Zaedyus*. — Modell der linken Nasenkapsel in 20facher Vergr. — Hier 8:1. — Ansicht von medial. Processus anterior des Ethmoturbinale I durchsichtig gezeichnet

antorbitale, also der Abschnitt der Seitenwand, der den hinteren Abschnitt der Pars posterior seitlich abschließt, ist relativ kürzer als bei *Dasyurus*. — An typischer Stelle, nämlich hinten unten unter der Cupula nasi posterior, liegt eine Cartilago antorbitalis als kleines isoliertes Knorpelstück zwischen Os palatinum und Nasenkapsel (Abb. 2, 3, 15, 27, 29). Die Prominentia anterior, die im Innern den Recessus frontalis beherbergt, ist gut ausgeprägt. Eine oder mehrere isolierte Cartilagines paraethmoidales sind nicht vorhanden, wohl aber findet sich dort, wo der Sulcus lacrimonasalis nach hinten verstreicht, ein kleiner Knorpelvorsprung, der als Äquivalent gedeutet werden kann (Abb. 13 und 27). Dieser Vorsprung liegt allerdings nicht wie bei *Dasyurus* an der Ansatzstelle der Wand der Pars lateralis am Paries conchalis, sondern weiter vorn; es wird bereits hier offenbar, daß sich bei *Zaedyus* die Pars lateralis weiter nach hinten aufgebläht und so den Ansatz ihrer Hinterwand weiter nach caudal verschoben hat. — Der

langgestreckte untere Rand der Pars anterior, die Lamina infraconchalis, besitzt etwa an der Grenze zwischen dem vorderen und den beiden hinteren Dritteln eine deutliche Ausbuchtung, wie wenn er von außen an dieser Stelle eingedrückt sei. Im ganzen ist die Lamina etwas nach innen eingebogen. Der Sulcus lacrimonasalis verläuft im hinteren Abschnitt ganz ähnlich wie bei *Dasypus*; im vorderen Teil finden sich allerdings einige Ab-

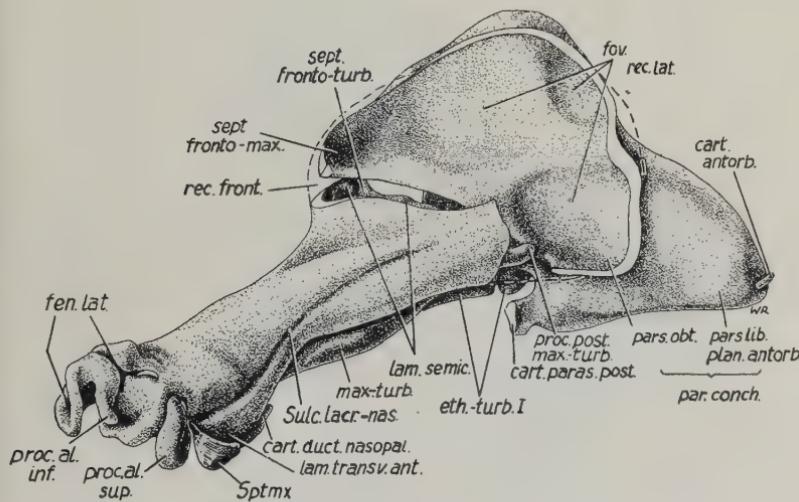


Abb. 3. *Zaedyus*. — Modell der linken Nasenkapsel in 20facher Vergr. — Hier ca. 8:1. — Ansicht schräg von vorn unten außen. Wand der Pars lateralis entfernt

weichungen, die im Zusammenhang mit den Gebilden um den Naseneingang besprochen werden sollen. Der Boden der Nasenkapsel wird wie bei *Dasypus* durch die Laminae transversales anterior und posterior gebildet. Die Lamina posterior reicht weiter nach vorn als bei *Dasypus*, nämlich bis unter die hintere Lamelle des Ethmoturbinale I, verhält sich aber sonst im Prinzip gleich. Insbesondere setzt sich die Lamina vorn ebenfalls in die Cartilago paraseptalis posterior fort, die als kleines Knorpelstück von hinten in den Vomer eindringt und dann dort nach Art einer Ersatzverknöcherung endet. Die Lamina transversalis anterior sei ebenfalls erst im Zusammenhang mit dem Naseneingang besprochen. — Die Fenestra basalis ist im ganzen wesentlich breiter als bei *Dasypus*, so daß der Processus anterior des Ethmoturbinale I von ventral her in seiner ganzen Ausdehnung überblickt werden

kann. Unter anderem beruht das aber auch darauf, daß das Maxiloturbinale in seinem caudalen Abschnitt reduziert erscheint.

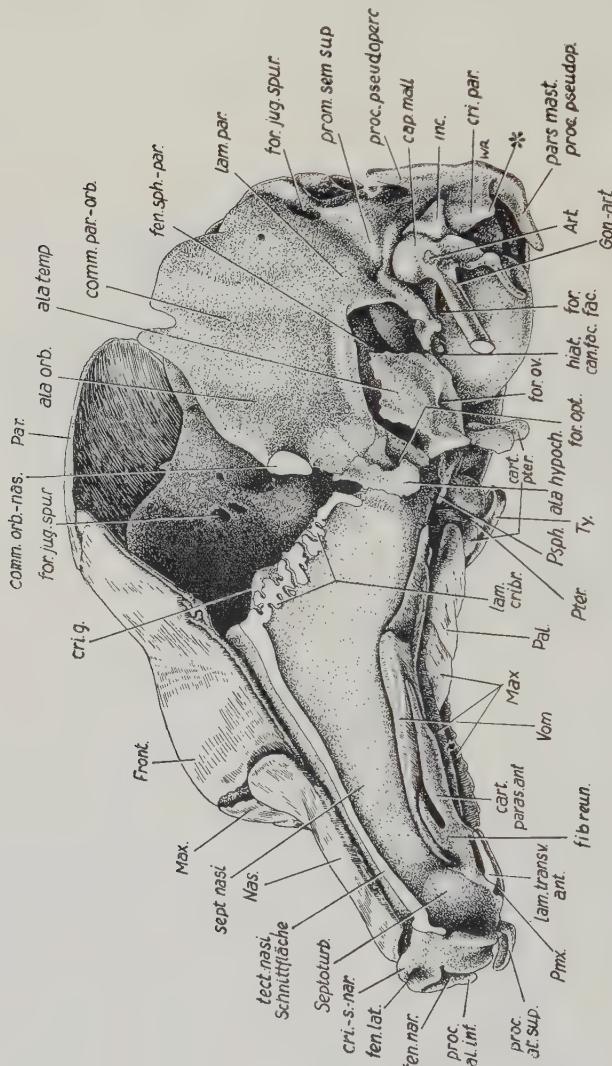


Abb. 4. *Zaedyus*. — Modell des Primordialcraniums in 20facher Vergr. — Hier 6 : 1. — Deckknochen der linken Seite, linke Nasenkapsel sowie erste und zweite Visceralspange mit Ausnahme der Gehörknöchelchen entfernt. — Ansicht von links vom lateral. * ursprünglicher Ansatz des Proc. styloides. Knorpel punktiert, Deckknochen gestrichelt

Auch die Gliederung und der Aufbau des Binnenraumes der Nase unterscheidet sich im Prinzip nicht von der bei *Dasyurus*; in Einzelheiten bestehen einige Unterschiede.

Die Pars posterior = ethmo-frontoturbinalis ist durch die Wurzel des Ethmoturbinale I in den Recessus ethmoturbinalis und den

Recessus frontoturbinalis geschieden. Beide Recessus sind gedrungener und seitlich weiter ausladend als bei *Dasypus*. Ihre Lateral- und Bodenfläche ist der Paries conchalis. Der Recessus ethmoturbinalis besitzt fünf Ethmoturbinalia. Das Ethmoturbinale I ist wie bei den Säugern im allgemeinen strukturiert: von seiner Lamina anterior ragt ein kräftiger, gedrungener Processus anterior nach vorn in die Pars anterior des Nasenraums hinein. Die Stellung der Ethmoturbinalia insgesamt gleicht der bei *Dasypus*: sie stehen nach hinten übergeneigt und sind mit ihrer Vorderfläche gleichzeitig etwas nach vorn lateral ausgerichtet. Zwischen den Ethmoturbinalia I und II sowie zwischen II und III liegt je ein Interturbinale¹.

Der Recessus frontoturbinalis liegt anterodorsal vom Recessus ethmoturbinalis. — Während der Paries des Recessus ethmoturbinalis als Planum antorbitale eine Pars libera darstellt, wird dieser Paries am Recessus frontoturbinalis zu einer Pars obtecta, da er seitlich durch den Recessus lateralis gedeckt wird. Die Crista intercribrosa, also der Ansatz des Ethmoturbinale I an der Unterfläche der Lamina cribrosa, zeigt an der Siebplatte die hintere Begrenzung des Recessus frontoturbinalis an. Die Hinterwand des Recessus ist also die Lamina anterior des Ethmoturbinale I. Im Recessus liegen fünf Turbinalia. Da anhand des einzige vorhandenen Stadiums nichts über den Zeitpunkt und die Art ihrer Bildung ausgesagt werden kann, müssen sie (mit Vorbehalt) nach ihrer Form und Größe bezeichnet werden. Danach sind zwei Frontoturbinala vorhanden, die beide als Conchae obtectae zu bezeichnen sind. Das Frontoturbinale II ist aber, wie bei *Dasypus*, weit mehr in der Tiefe des Recessus versteckt als das Frontoturbinale I. Der Form und Größe nach sind die drei übrigen Muscheln Interturbinalia, und zwar liegt das erste Interturbinale vor, das zweite hinter dem Frontoturbinale I, während das dritte hinter dem Frontoturbinale II liegt. — Nach vorn oben setzt sich die Pars obtecta des Paries conchalis über den Recessus frontoturbinalis hinaus fort als Septum frontomaxillare, das sich dann mit der Innenseite der Prominentia anterior der Pars lateralis verbindet. Nach medial wird der vordere Teil des Recessus fron-

¹ An dieser Stelle sei ein Fehler berichtigt: Versehentlich ist in der Arbeit über *Dasypus* (22) die Zählung der Turbinalia in diesem Zusammenhang falsch erfolgt. Bei *Dasypus* (I) liegen die drei Interturbinalia zwischen Ethmoturbinale I und II, II und III sowie III und IV.

toturbinalis durch die Lamina semicircularis verdeckt. Ihr hinterer freier Rand ist im ganzen konkav gestaltet, so daß sie den freien medialen Rand des Paries conchalis und auch die laterale Fläche des Processus anterior des Ethmoturbinale I nicht berührt. Die Lamina ist stark nach medial vorgebuckelt; unten ist sie nur zum geringsten Teil mit der nach medial umgebogenen Nasenseitenwand verwachsen. Der hintere Teil endet frei in einem nach vorn unten umgebogenen Knorpelzapfen, dem Pro-

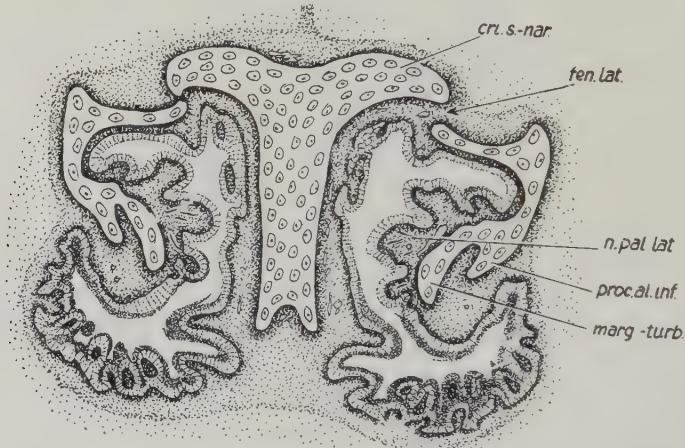


Abb. 5 bis 15. *Zaedyus*. — 11 in oro-caudaler Richtung aufeinanderfolgende Schnitte in der Ethmoidalregion

Abb. 5. Processus alaris inferior. — 20:1

cessus uncinatus (Abb. 2), der bei *Dasyurus* fehlt. Der Fortsatz stellt also im Gegensatz zum Verhalten bei *Oryctolagus* (Voit, 32) keine beiderseitig befestigte Spange dar. — Infolge der Vorbuckelung der Lamina semicircularis liegt der Fortsatz weiter medial als der oral vor ihm beginnende Paries lateralis der Pars anterior der Nase; so entsteht zwischen ihm und diesem Paries ein kleiner, nach unten offener Spalt, durch den eine Abzweigung des Ausführungsganges für die Glandula nasalis lateralis nach vorn unten tritt, um sich mit dem Hauptgang, der aus der Tiefe des Recessus maxillaris kommt und unter dem Knorpelzapfen entlang läuft, zu vereinigen. Der Gang entstammt den Drüsenteilen im Recessus frontalis. — Dieser Recessus frontalis wird in seinem oberen Bereich wie bei *Dasyurus* durch das Septum frontoturbinale gegen den Recessus frontoturbinalis abgegrenzt;

das Septum ist also eine quergestellte Lamelle, die das Septum frontomaxillare mit der Lamina semicircularis verbindet. Der Recessus maxillaris ist besonders in seinem unteren Teil außer-

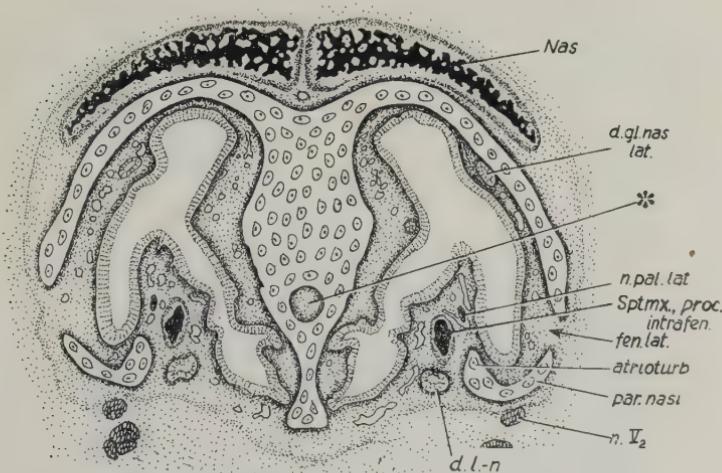


Abb. 6. Processus intrafenestratus des Septomaxillare. * Kanalbildung zwischen unterer Septumkante und den verschmolzenen Paraseptalknorpeln. — 20:1

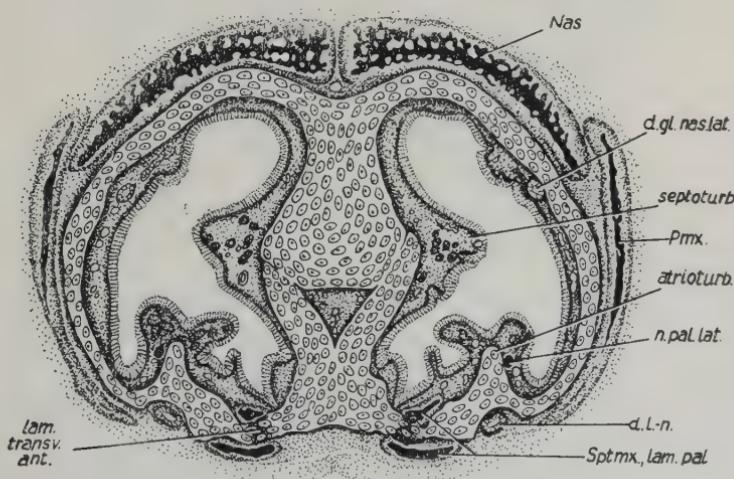


Abb. 7. Verbindung der Lamina palatina des Septomaxillare mit der Lamina transversalis anterior; Septoturbinal. — 20:1

ordentlich weit; dementsprechend lädt die ganze Pars lateralis seitlich unten am weitesten zur Seite aus. Die mediale Wand des Recessus maxillaris, also die Pars obtecta des Paries conchalis, ist im Gegensatz zu *Dasyurus*, wo sie konvex geformt ist, konkav

zu drei Gruben ausgebuchtet, von denen die untere hintere die tiefste ist. Diese Raumgewinnung geht also auf Kosten des Reces-
sus frontoturbinalis und ethmoturbinalis. — Der Canalis nervi
ethmoidalis verhält sich genau wie bei *Dasyurus*; er beginnt hinten
mit dem Foramen cribroethmoidale, durchsetzt das Dach der Nase,
erscheint medial neben der Lamina semicircularis, geht dort für
eine kurze Strecke in einen Sulcus über und durchsetzt dann wei-
ter vorn das Dach abermals, um im Foramen epiphanaiale zu
enden.

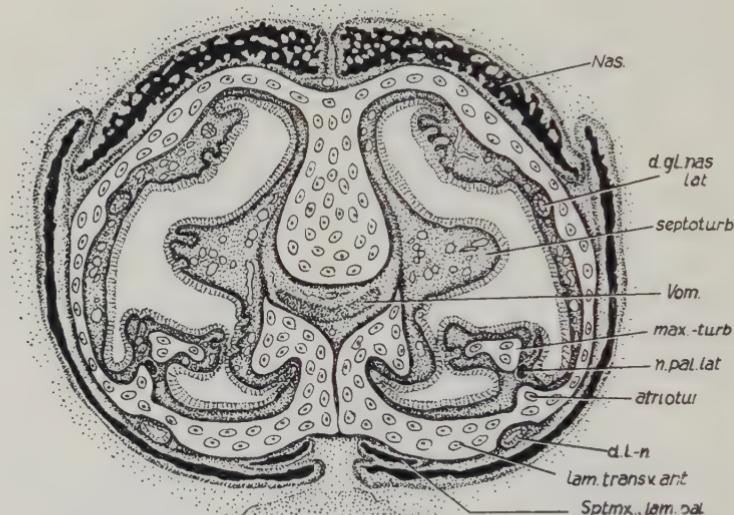


Abb. 8. Mesenchymale Spitze des Vomer; Grenze zwischen Maxillo- und Atrio-turbinale; Lamina palatina des Septomaxillare unter der Lamina transversalis anterior. — 20:1

Der paraseptale Raum zeigt keine Besonderheiten.

In der Pars anterior = maxillo-nasoturbinalis fällt am Paries nasi ein ausgeprägtes Nasoturbinale auf, das in seinem mittleren und hinteren Bereich von der Nasenseitenwand wie ein Vorhang nach unten hängt. Unterhalb seines Ansatzes ist der Paries nasi stark seitlich ausgebuchtet, so daß auf seiner Außenseite ein Wulst entsteht. — Das Maxilloturbinale sitzt dem untersten, nach medial umgebogenen Teil des Paries nasi nahe seiner unteren freien Kante auf. Es beginnt vorn hinter dem Loch für den Nervus pala-
tinus lateralis (Abb. 8) als Leiste, erhält weiter hinten sehr bald seine übliche, auf dem Querschnitt T-förmig erscheinende Ge-
stalt, wobei die Ränder des Querbalkens des T eingerollt sind.

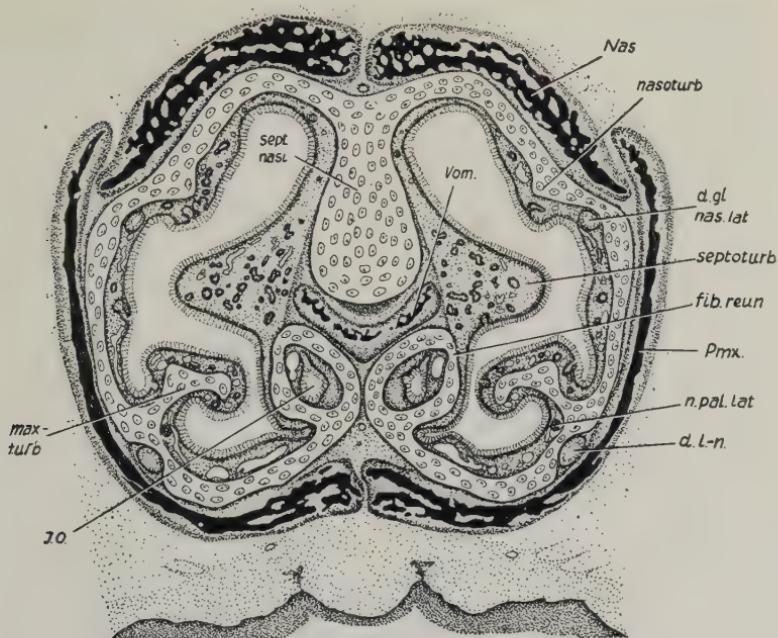


Abb. 9. Fibula reuniens der Cartilago paraseptalis anterior. — 20 : 1

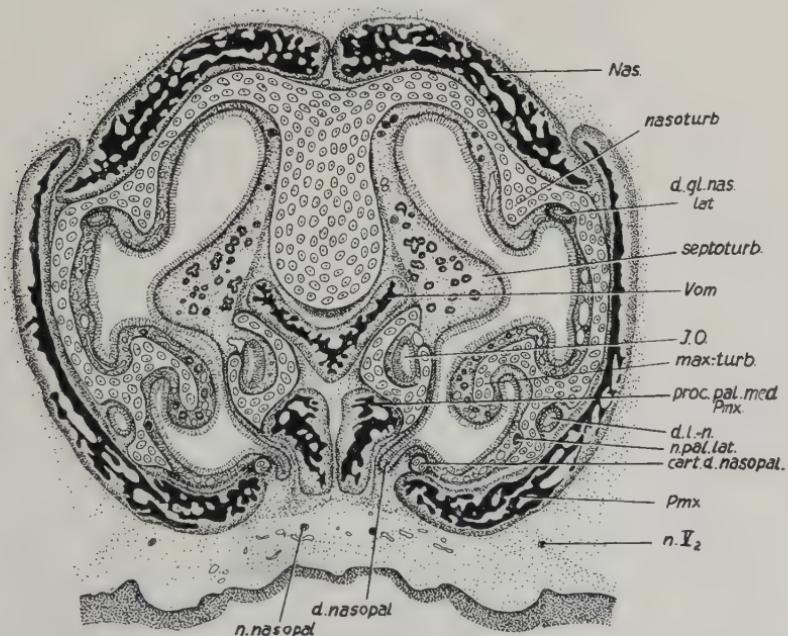


Abb. 10. Cartilago nasopalatina und Ductus nasopalatinus. — 20 : 1

Etwa dort, wo medial über ihm die Spitze des Processus anterior des Ethmoturbinal I beginnt, verliert es die untere Hälfte seines Querbalkens und stellt eine aufwärts gebogene hohe Leiste dar, die bald darauf den Zusammenhang mit dem Paries nasi verliert und so als Processus posterior bis unter den Paries conchalis, also bis in den Sinus maxillaris hinein reicht (Abb. 2, 3 u. 12). Im Gegensatz zu *Dasypus* ist also die Muschel — sieht man von der Besonderheit dieses Knorpelzapfens ab — gerade in ihrem hinteren Abschnitt weniger stark entwickelt.

Zum Schluß sei das Septum nasi sowie die Strukturen des Naseneinganges besprochen.

Das Septum nasi besitzt seine größte Höhe im Bereich des vorderen Randes der Lamina cribrosa. An seiner Ventralseite macht die Unterscheidung der einzelnen Teile im vordersten Abschnitt — wie auch bei *Dasypus* — einige Schwierigkeiten. — Die Unterkante reicht im Bereich des Naseneinganges wesentlich weiter nach ventral herab als in den hinteren Abschnitten. In diesem nach unten überragenden Teil — genauer in der Verlagerung des subseptalen Raumes der hinteren Septumabschnitte nach vorn in den ventral herabragenden vordersten Abschnitt — besitzt das Septum einen vorn blind endenden Kanal (Abb. 6), angefüllt mit lockerem Bindegewebe und einigen Gefäßen. Er erweitert sich nach caudal und bekommt auf dem Querschnitt dreieckige Gestalt. Gleichzeitig wird durch eine Zone im Knorpel, in der die Zellen etwas dichter liegen und jünger sind, offenbar, daß die lateral und unter dem Kanal liegenden Knorpelteile sichtlich nicht zum Septum gehören, sondern die vordersten Teile der Cartilagine paraseptales anteriores sind (Abb. 7). Noch weiter caudal rücken die Paraseptalknorpel dann völlig vom Septum ab, d. h. die Trennungszone im Knorpel wird zu einem bindegewebigen Spalt, und schließlich trennen sich die Knorpel auch in der Mittellinie voneinander (Abb. 8). — Ganz vorne, im Bereich der Fenestra narina allerdings, läßt sich eine Differenzierung von Paraseptalknorpeln und Septum nicht durchführen; es ist möglich, daß hier ein primärer Zusammenhang vorliegt.

Weiter ist zu bemerken, daß eine — im Verhältnis zu *Dasypus* sich beträchtlich weiter von vorn nach hinten erstreckende — horizontal gelegene Lamina transversalis anterior vorhanden ist, daß also im vorderen Bereich der Nase eine ausgeprägte Zona anularis vorliegt (Abb. 7—9). Von dieser Lamina transversalis

ragt neben ihrem Übergang in den vorderen Paraseptalknorpel eine Cartilago ductus nasopalatini als knorpiger Dorn frei nach caudal (Abb. 10). — Lindahl (19) beschreibt bei *Procavia* eine Cartilago ductus nasopalatini, die sich als Fortsetzung der Cartilago paraseptalis nach vorn ausweist. Trotz dieser abweichenden Lage muß man wohl Lindahl in seiner Bezeichnung recht geben, denn die Lamina transversalis anterior, an deren Hinterrand sich für gewöhnlich die Cartilago ductus nasopalatini be-

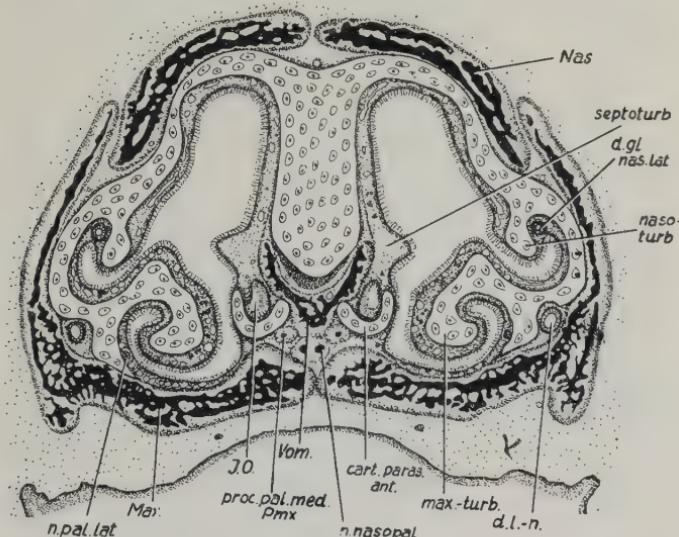


Abb. 11. Mitte der Pars anterior; Ende des Processus palatinus medialis des Praemaxillare. — 15 : 1

findet, liegt bei *Procavia* mit ihrem Hinterrand vor dem Abgang der Cartilago ductus nasopalatini von der Lamina transversalis. Die Verhältnisse finden wohl darin ihre Erklärung, daß bei *Procavia* die Cartilago paraseptalis außerordentlich weit caudal liegt, während die Lamina transversalis ungefähr ihre normale Lage hat. So ist die Cartilago ductus nasopalatini, die den Ductus gleichen Namens zu begleiten hat und auf den ersten Blick als Fortsetzung der Cartilago paraseptalis erscheint, in Wirklichkeit nur nach vorn umgebogen. — Der Übergang der Lamina transversalis anterior in den Paraseptalknorpel geschieht so, daß sich die Lamelle nach medial aufwärts biegt und sich zwanglos in ihn fortsetzt; eine genaue Abgrenzung läßt sich also nicht angeben. — Gerade an dieser Stelle besitzt der Paraseptalknorpel auch seine Fibula reuniens, die hier aus der sonst oben offenen Knorpelrinne

eine geschlossene Röhre herstellt. Nach lateral geht die Lamina transversalis zwanglos in die Crista infraconchalis des Paries nasi über. Der Sulcus lacrimononasalis liegt in seinem vordersten Abschnitt beträchtlich weiter lateral als bei *Dasypus* und ist wesentlich seichter.

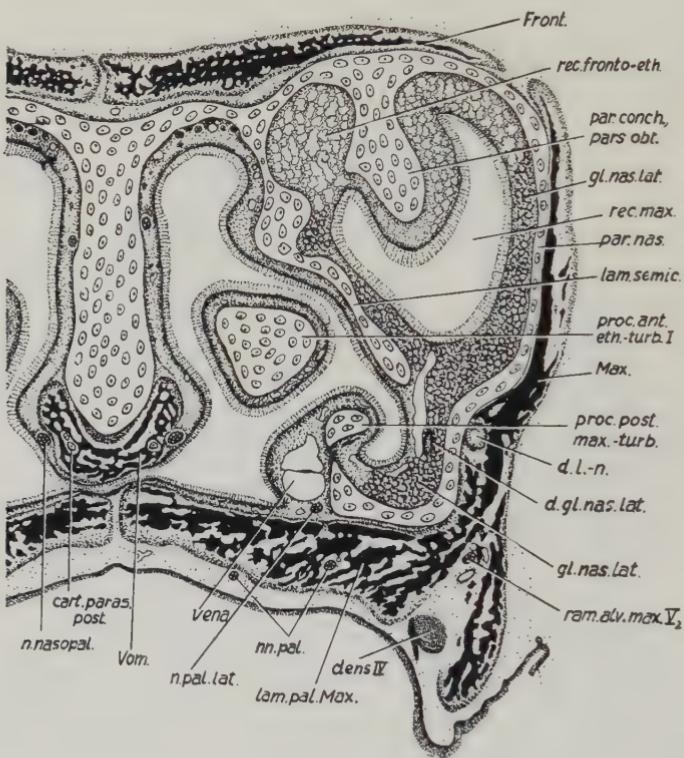


Abb. 12. Processus anterior des Ethmoturbinale I; Processus posterior des Maxilloturbinale;
Cartilago paraseptalis posterior inmitten des Vomer. — 15:1

Im Naseninnenraum erhebt sich wie üblich über dem Tränennasengang das Atrioturbinale, so daß man dieses auch hier als eine dorsale Einfaltung des Nasenbodens auffassen kann, wie ich das bei der Besprechung von *Dasypus* (22, S. 419, Abb. 26) auseinander gesetzt habe. Ein wesentlicher Unterschied zu *Dasypus* besteht darin, daß die Lamina infraconchalis im vorderen Bereich nicht schmäler wird und dann verschwindet oder in eine Spina übergeht (die Lamina infraconchalis besitzt auf diesem Stadium weder eine Spina anterior noch posterior), sondern sich sogar verbreitert und dann in die Lamina transversalis übergeht.

So ergibt sich für den Ductus lacrimonasalis eine etwas andere Lage: Er zieht nicht, wie bei *Dasyurus*, am freien (lateralen) Rand der Fenestra basalis nach vorn unter die Lamina transversalis, sondern ist von diesem Rand eben durch die nach medial umgebogene Lamina infraconchalis geschieden. — Während das Maxil-

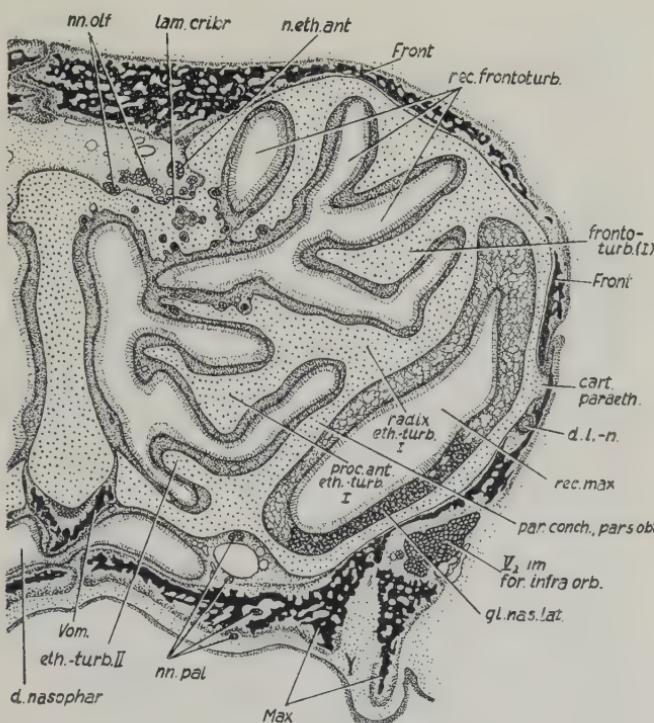


Abb. 13. Cartilago paraethmoidalis; Recessus maxillaris und Recessus frontoturbinalis; Foramen infraorbitale. — 12,5:1

loturbinale seine schon oben beschriebene Form besitzt, ist das Atrioturbinale ein gerader, unverzweigter Grat, der vom Maxiloturbinale durch das Foramen für den Nervus palatinus lateralis geschieden ist. Eine Gliederung wie bei *Dasyurus* zeigt das Atrioturbinale also (noch?) nicht; es fehlt eine Spina anterior ebenso wie ein Processus anterior. Vielmehr verstreicht es, nach vorn immer niedriger werdend, zum vorderen Rand der Lamina transversalis anterior. — Bekanntlich zeichnet sich *Dasyurus* dadurch aus, daß er außer einem Atrioturbinale auch noch ein Marginoturbinale besitzt. *Zaedyus* verhält sich hier genau so: Auch er besitzt ein vom Atrioturbinale gut abgesetztes Marginoturbinale. Es

kann auch hier als der nach medial eingefaltete Rand der Fenestra narialis aufgefaßt werden, der ebenfalls vorn in einer — allerdings kürzeren — Spina marginoturbinalis endet. Am Marginoturbinale entspringt an der gleichen Stelle wie bei *Dasypus* ein Fortsatz, den ich als Processus alaris superior bezeichne habe.

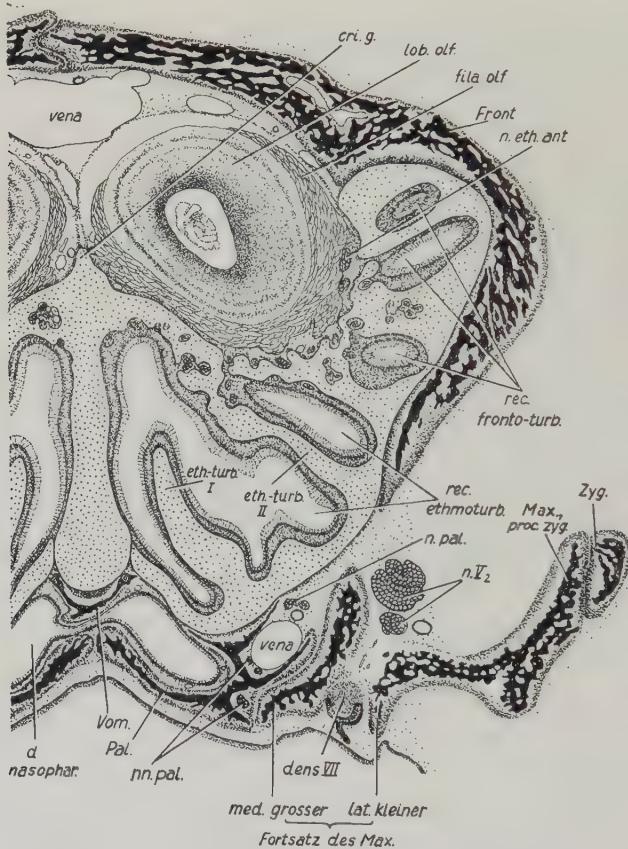


Abb. 14. Palatinum; vordere Anheftung des Jochbogens; Lage des Dens VII. — 12,5 : 1

Frick (11) stellt im Anschluß an Sturm (30) die Bezeichnung „superior“ in geringe Zweifel und möchte, da, wie er sagt, bislang nur bei den Monotrematen zwei Fortsätze, die von Gaupp so benannten Processus alares superior und inferior gefunden worden seien, lieber nur von Processus alaris schlechthin reden. — Daß die Bezeichnung „Processus superior“ jedoch zu Recht besteht, wird aus dem Folgenden erhellen. — Der Processus alaris superior entspringt mit kurzem kräftigen, nach vorn umgebogenem

Stiel und verbreitert sich zu einer laterad gerichteten quergestellten, nach dorsal konkaven Schaufel. Er ist also kräftiger ausgebildet als bei *Dasypus*. — Bei der Erörterung der Homologie des Fortsatzes schrieb ich (22, S. 60): „Ein Processus alaris inferior fehlt bei *Dasypus* wie bei der Mehrzahl der Säuger. Er wäre

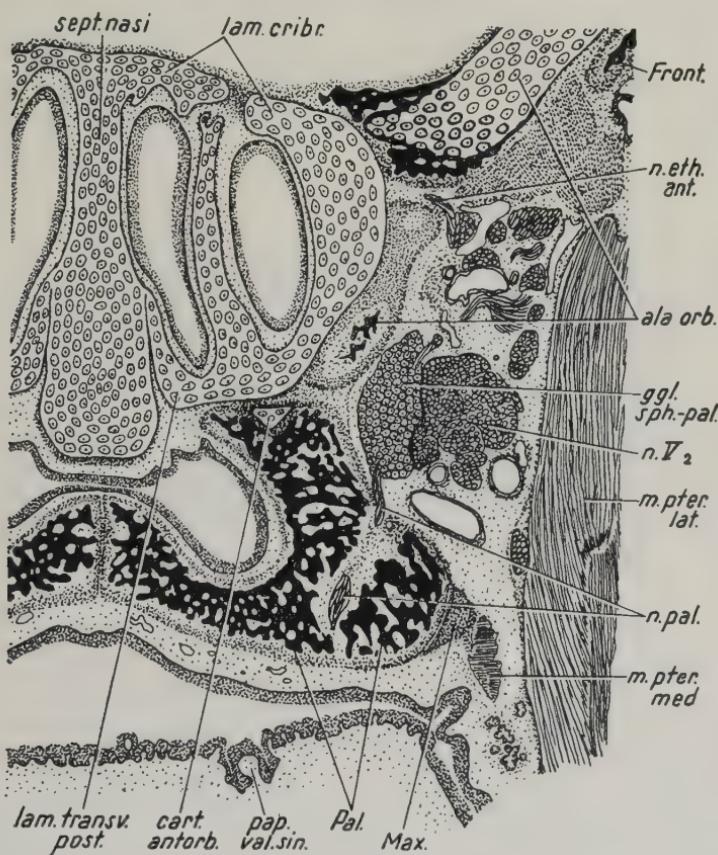


Abb. 15. Übergang der Regio ethmoidalis in die Regio orbitotemporalis; Cartilago antorbitalis. — 20 : 1. — Aus Reinbach (23)

zu suchen am Ventralrand, höchstens am Vorderrand der Fenestra narina, wenn man die Verhältnisse bei den Reptilien zugrunde legen will.“ — Lindahl (19) beschreibt nun bei *Procyvia* beide Fortsätze gleichzeitig. — Der von mir und auch von ihm so benannte Processus alaris superior liegt an seiner typischen Stelle; der von ihm mit Recht so benannte Processus alaris inferior liegt an dem von mir im voraus geforderten Ort, nämlich am Vorderrand der Fenestra narina. — Auch *Zaedyus* besitzt an

der gleichen Stelle einen gut ausgebildeten Processus alaris inferior. Daß die Homologisierung zu Recht besteht, zeigt sowohl ein Vergleich mit den Reptilien als auch mit *Tachyglossus* (Gaupp 16, Taf. LXX, Fig. 8). — Daß der Fortsatz höher liegt als der Processus superior, ist durch die Umformung und Verlagerung der Fenestra narina bei den Säugern gegenüber derjenigen der Reptilien bedingt; jedenfalls hat der Fortsatz in bezug auf die Fenestra narina die gleiche Lage wie der gleichnamige Fortsatz z. B. bei *Lacerta* (siehe Gaupp, 14, Taf. XLIV—XLV, Fig. 13).

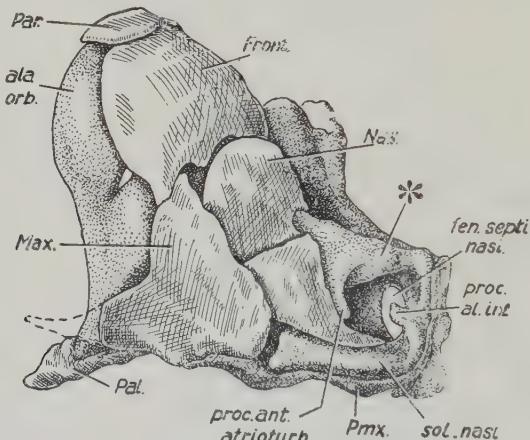


Abb. 16. *Tachyglossus aculeatus*, Beuteljunges. Nach Gaupp (16), Serie 48, Fig. 34. Modell bei 40facher Vergr.; hier 16:1. — Ansicht der Regio ethmoidalis mit Deckknochen von vorn rechts. Knorpel punktiert, Deckknochen gestrichelt, * möglicher Proc. alaris superior. Septo maxillare nicht bezeichnet. — Eigene Bezeichnungen

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auf den Processus alaris superior bei *Tachyglossus* kurz eingehen. — Ich bezweifle, daß der von Gaupp so genannte Fortsatz dem gleichnamigen Fortsatz der Reptilien entspricht. Seine Lage zum Septomaxillare ist von der bei den Reptilien grundverschieden. Bei diesen steht er zum Knochen überhaupt nicht in Beziehung; der Fortsatz liegt lateral, das Septomaxillare aber medial am Naseneingang. Bei *Tachyglossus* dagegen steht der von Gaupp so genannte Fortsatz in engster Beziehung zum Septomaxillare; der Knochen legt sich ihm von lateral an und reicht dann mit seinem vordersten Ausläufer nach medial (Abb. 16). Es müßten also schon recht starke Verschiebungen angenommen werden, wollte man die Fortsätze von *Lacerta* und *Tachyglossus* miteinander homologisieren. — Vergleicht man die Struktur des Naseneingangs bei *Zaedyus* und erst recht bei *Dasypus* mit derjenigen von *Tachyglossus*, so kommt man zu einem anderen Ergebnis: Der „Processus alaris superior“ Gaupp bei *Tachyglossus* ist der Processus anterior des Atrioturbinale. Die Schnittbilder von Gaupp (vgl. Abb. 17 und 18) zeigen, daß sein Processus alaris

superior“ bei *Tachyglossus* eine direkte Fortsetzung des Atrioturbinale ist. — Zwar liegt bei *Dasypus* der entsprechende Teil des Septomaxillare medial neben dem Processus anterior des Atrioturbinale, während er bei *Tachyglossus* lateral von dem Knorpel liegt, aber es darf nicht übersehen werden, daß bei *Tachyglossus* auch keine Einfaltung des lateralen Randes der Fenestra narina vorliegt, daß also infolgedessen unter anderem auch ein Marginoturbinale fehlt. — Biegt man bei *Dasypus* die eingebogene laterale Kante der Fenestra narina wieder nach außen zurück, dann ergeben sich die gleichen Verhältnisse wie bei *Tachyglossus*. Demzufolge muß man dann schließen, daß bei *Tachyglossus* der Processus alaris superior fehlt. — Möglicherweise stellt der kleine Knorpelvorsprung, den *Tachyglossus* an oberem Umfang der Fenestra narina besitzt (Abb. 16, *), ein Rudiment des Fortsatzes dar.

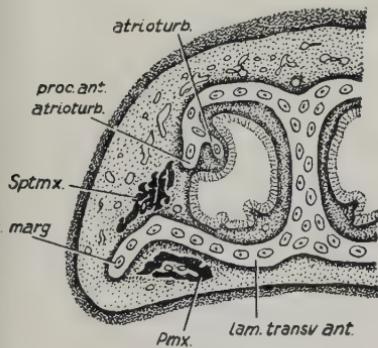


Abb. 17

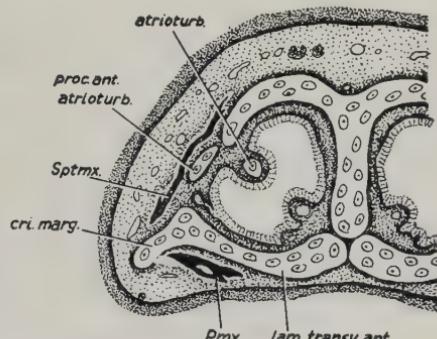


Abb. 18

Abb. 17. *Tachyglossus ac.*, Beuteljunges. Umgezeichnet nach Gaupp (16), Serie 48, Taf. LXXIV Fig. 34. Original 17:1, hier 20:1. — (NB. Die Numerierung der Fig. 34 und 35 ist bei Gaupp versehentlich vertauscht.) — Processus anterior des Atrioturbinale und Os septomaxillare. — Eigene Bezeichnungen

Abb. 18. *Tachyglossus ac.*, Beuteljunges. — Wie in Abb. 17, jedoch etwas weiter caudal. Nach Gaupp (16), Fig. 35. — 20:1

Übrigens fehlt bei *Tachyglossus* eine Fenestra nasi lateralis, wie sie auch *Procavia* in den von Lindahl (19) untersuchten Stadien (bis zu 42 mm Sch.-St.) nicht besitzt. — Bei *Zaedyus* dagegen ist das Fenster wie bei *Dasypus* vorhanden; seine Form ist dadurch etwas kompliziert, daß die Cupula nasi anterior im oberen Bereich der Fenestra narina etwas nach seitlich oben verzogen erscheint. So legt sich die Knorpelspange, die Fenestra narina und Fenestra lateralis trennt und die also zugleich den Hinterrand der Fenestra narina und den Vorderrand der Fenestra lateralis bildet, dicht an den Hinterrand des Fensters an und läßt es zu einem schmalen Schlitz werden. Der Hinterrand des Fensters scheint durch dieses Naherücken der Cupulaabschnitte sogar

etwas aufgewulstet, so daß die Crista supranarialis seitlich stärker ausgebildet ist als in der Nähe der Mittellinie. Auch im lateral-unteren Bereich ist die Fenestra lateralis nur schlitzförmig; das Marginoturbinale engt mit seiner breiten lateralen Lamelle auch diesen Abschnitt ein. Für weitere Einzelheiten verweise ich auf die Abbildungen. — Ein knorpliges Septoturbinale ist etwa im Bereich des vorderen Randes der Lamina transversalis anterior schwach angedeutet (Abb. 4 u. 6); um so stärker ist es allerdings als bindegewebiges, drüsigen- und gefäßreiches Polster, das sich über dem vorderen Bereich des Paraseptalknorpels ausbreitet und das Maxilloturbinale von oben her bedeckt, seinerseits wieder überlagert vom Nasoturbinale (Abb. 7—11).

II Regio orbitotemporalis

Der hintere Teil des Septum nasi, das ehemalige Septum interorbitale, verliert nach caudal ziemlich unvermittelt an Höhe und verbreitert sich zur Basalplatte. Ein besonderes Relief besitzt die Basalplatte im Bereich der Regio orbitotemporalis kaum; so fehlt völlig eine Fossa hypophyseos, ein Sulcus subopticus sowie eine ausgesprochene Crista transversa. Unmittelbar hinter dem caudalen Ende des Septum nasi entsendet die Basalplatte nach lateral die Taenia praee- und postoptica der Ala orbitalis. Die Taenien umfassen das Foramen opticum, das schräg nach vorn unten außen gerichtet ist. Die Taenia praeeoptica besitzt an der Ventralseite nahe ihrem Ursprung einen nach vorn gerichteten Höcker, die Ala hypochiasmatica. Die Ala sowie der knöcherne Teil der Taenie umgreifen den hintersten Abschnitt des Paries conchalis nasi von außen und liegen ihm dicht an. Die Ala hypochiasmatica liegt oberhalb der Cartilago antorbitalis; die Augenmuskeln entspringen sehnig an ihrer Unterseite. Der Musculus obliquus superior sowie der Levator palpebrae superioris entspringt nicht an der gleichen Stelle wie die übrigen Augenmuskeln; nachdem sie in ihre Sehnen übergegangen sind, laufen diese lateral neben dem Unterrand des Frontale entlang, geraten weiter hinten an die Nasenseitenwand, also an das Planum antorbitale, und sind schließlich als geschlossene Sehnen nicht mehr zu verfolgen. Allerdings schiebt sich das verdickte Gewebe, in das sie auslaufen, zwischen Palatinum und Nasenkapsel ein und erstreckt sich bis zur Cartilago antorbitalis. — Von einem regelrechten Ursprung von diesem Knorpel kann man jedoch (zumindest auf diesem Sta-

dium) nicht (mehr, oder noch nicht) reden. — Immerhin ist damit ein im Prinzip gleicher Befund erhoben wie bei *Dasyphus*, bei dem der Ursprung der Sehnen dieser beiden Muskeln von der Cartilago antorbitalis wesentlich klarer zu erkennen ist. — Die Ala orbitalis bildet nach ihrem Ursprung zunächst ein flaches Band, das schräg nach vorn aufwärts zieht und mit seiner Dorsalfläche nach hinten oben gewendet ist. Ihr vorderer Rand ist fast geradlinig bis zum Abgang der Commissura orbitonasalis, die als kurzes, fast senkrecht stehendes Knorpelband zum hinteren oberen Pol des Recessus frontoturbinalis zieht, mit dem sie sich verbindet. So entsteht zwischen der seitlich oberen Hinterkante der Nasenkapsel, also der Grenze zwischen Lamina cribrosa und Planum antorbitale, sowie dem Vorderrand der Ala orbitalis die Fissura orbitonasalis. Sie ist nur in ihrem lateral-oberen Abschnitt etwas breiter und dient hier dem Nervus ethmoidalis (anterior) zum Durchtritt. — Ein Planum supraseptale wie bei *Dasyphus* besitzt *Zaedyus*, zumindest auf diesem Stadium, nicht; es sind auch keine Anzeichen dafür vorhanden, daß es auf früherer Stufe vorgelegen hätte. — Der hintere Rand der Ala orbitalis biegt nach einem dem vorderen Rand zunächst parallelen Verlauf nach caudal um und verbreitert so die Ala stark. Dieser verbreiterte Teil ist stärker dorsalwärts aufgerichtet; der obere Rand der Ala ist sogar etwas nach innen umgebogen, so daß ein im ganzen schalenförmiges Gebilde entsteht. — Nach caudal geht die Ala zwangslässig in die Commissura parietoorbitalis über; es sind keine Anzeichen dafür vorhanden, daß etwa auf jüngeren Stadien eine Trennung zwischen Ala orbitalis und Lamina parietalis bestanden hätte. — Im breitesten Teil der Kommissur findet sich nahe dem oberen Rand auf der rechten Seite ein kleines Loch, dem links eine Inzisur entspricht. Durch den hinteren Rand der Ala orbitalis, den unteren Rand der Kommissur sowie den vorderen Rand der Lamina parietalis wird wie üblich die Fenestra sphenoparietalis gebildet. In sie ragt von medial unten her die Ala temporalis hinein und füllt sie zum größten Teil aus. — Die Ala entspringt mit einer breiten Wurzel, deren Dicke etwa der der Taenia postoptica entspricht, an der Schädelbasis. Die Wurzel verdickt sich an der Ventralseite zu einem nach vorn gerichteten Processus pterygoideus, dem sich hinten das Pterygoid und weiter vorn das Palatinum unterlagern. Seitlich neben und hinter diesem Fortsatz ist die Ala vom Foramen ovale (V_3) durchsetzt, das von hinten

oben schräg nach vorn unten gerichtet ist. Lateral oberhalb des Foramen ovale befindet sich die Lamina ascendens der Ala. Man hat den Eindruck, als sei der Wurzelstock der Ala einschließlich des Processus pterygoideus, also alle Teile medial-unterhalb des Foramen ovale, knorplig praeformiert, während die Lamina ascendens wohl im wesentlichen eine sekundäre Ausdehnung des Ersatzknochens in das Bindegewebe der Fenestra sphenoparietalis darstellt; daß also der N. V₃ ursprünglich lateral der eigentlichen

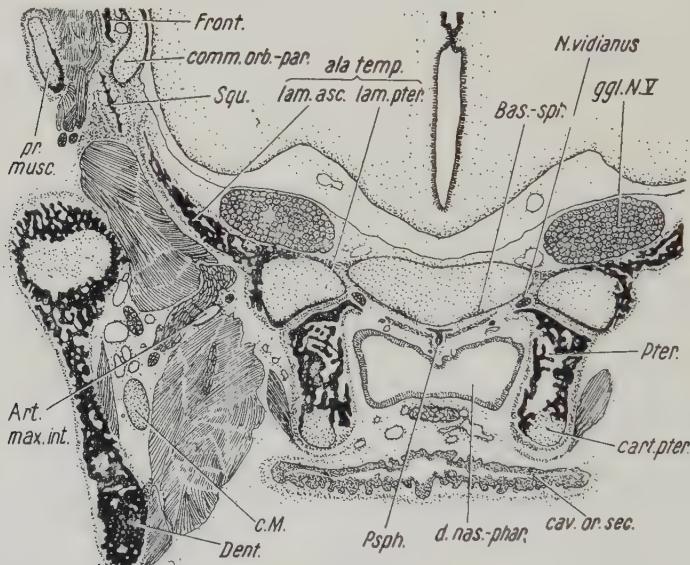


Abb. 19. *Zaedyus*. Regio orbitotemporalis. Paraphenoid, Pterygoid und Ala temporalis. — 10 : 1.
Aus Reinbach (21)

Ala verlief (siehe Abb. 19). Über die Verknöcherungsgrenzen siehe weiter unten, S. 101. — Mit ihrem vorderen Rand liegt die Ala temporalis weiter vorn als die Ala orbitalis mit ihrem hinteren Rand; der Temporalflügel unterlagert also den Orbitalflügel etwas. Da dieser hintere Rand der Ala orbitalis geradlinig verläuft, während die Ala temporalis im ganzen wie eine dorsal-konkave Schale geformt ist, entsteht zwischen beiden Alae eine verhältnismäßig weite Fissura orbitalis superior. Sehr nahe der Wurzel der Ala temporalis geht eine — im Vergleich zu *Dasyurus* sehr breite — Commissura alicochlearis zum vorderen Pol der Ohrkapsel und begrenzt auf diese Weise von lateral ein ovales, im Verhältnis zu *Dasyurus* sehr wohlgeformtes Foramen caroticum, durch das außer

der Arteria carotis auch Venen durchtreten. Die alicochleare Kommissur erhebt sich nicht wesentlich über die Ebene der Schädelbasis. — Viel eher als bei *Dasypus*, besonders dessen jüngerem Exemplar, hat man den Eindruck, als entspränge die Kommissur von der Ala selbst und nicht von dem Grenzgebiet zwischen Ala und Schädelbasis. — Zwischen Processus pterygoideus und Schädelbasis liegt ein Spalt, von dem in seinem hinteren Abschnitt, also unmittelbar vor der Wurzel der Ala temporalis, durch eine von der Seitenkante der Schädelbasis entspringende Leiste ein unvollständiges Loch abgegrenzt wird. Die Leiste ist möglicherweise ein Rest des Processus alaris der Schädelbasis; das nach vorn offene Loch könnte demnach das Foramen alisphenoidicum sein. Nimmt man jedoch den Durchtritt der Arteria maxillaris interna als Conditio sine qua non für die Homologisierung dieses Loches, dann kann es so nicht benannt werden; es ist ausschließlich mit Bindegewebe ausgefüllt, und die Arterie zieht seitlich unter dem Foramen ovale, also lateral vom Processus pterygoideus nach vorn (Abb. 19).

Die Ersatzknochen dieser Region sind das Basisphenoid, das Orbitosphenoid sowie das Alisphenoid. Alle drei Knochenterritorien hängen noch nicht miteinander zusammen. — Das Basisphenoid ist zentral in der Basis gelegen und erstreckt sich von einer Querschnittebene durch den caudalen Rand des Foramen „alisphenoideum“ bis zu einer Querschnittebene durch den Hinterrand des Foramen caroticum; seitlich erreicht es die Ränder der Schädelbasis nicht. Seine Grenzen sind auf der Ventral- wie der Dorsalfläche der Basis etwa gleich. Die Verknöcherung ist noch nicht sehr durchgreifend; es findet sich im Bereich des Knochens stark verkalkter, z. T. bereits vaskularisierter Säulenknorpel. — Über den Zusammenhang des Basisphenoids mit dem bei *Zaedyus* vorkommenden Parasphenoid siehe Reinhach (21). — Das Orbitosphenoid umfaßt die beiden Taenien sowie einen dorsal von ihnen gelegenen Abschnitt; histologisch gleicht es dem Basisphenoid. — Auch das Alisphenoid zeigt in seinem medial vom Foramen oval gelegenen Abschnitt ähnliche histologische Verhältnisse; die Veränderung der im Inneren gelegenen Knorpelteile ist allerdings noch nicht ganz so weit fortgeschritten. — Der hintere Abschnitt der Ventralseite des Processus pterygoideus, also im wesentlichen der Teil, der sich dem Pterygoid überlagert, ist sogar auch auf der Oberfläche noch rein knorpelig. — Seitlich vom

Foramen ovale, also im Bereich der Lamina ascendens, ist die Ala histologisch von reinem Deckknochen nicht zu unterscheiden; nicht einmal der bei *Zaedyus* in den Deckknochen häufig vorkommende Knochenknorpel ist vorhanden. Das spricht dafür, daß bei *Zaedyus* die gesamte Lamina ascendens als eine sekundäre Struktur der Ala temporalis, also als „Zuwachsknochen“ (Starck) anzusprechen ist.

Seiner Genese nach zum Visceralskelett gehörig und seiner Lage nach bereits zur Regio otica zu rechnen, findet sich bei dem älteren *Dasypus*-Exemplar ein knorpliges Entotympanicum. Es unterlagert zugleich aber auch den hinteren Abschnitt der Ala temporalis; daher sei an dieser Stelle einiges Wenige darüber gesagt. — *Zaedyus* besitzt auf diesem Stadium kein Ento- oder Tubotympanicum. — Nach mündlichen Diskussionen mit Starck und seinen Mitarbeitern Frick und Schneider bin ich mit ihnen darin einig, daß, wie auch Schneider (25) schreibt, die Bezeichnung „Entotympanicum“ einen Sammelbegriff darstellt, der ohne Rücksicht und Kenntnis der Entwicklung und Herkunft für z. T. nicht homologe Strukturen in gleicher oder ähnlicher Lage angewendet wird. — Das Element, das Schneider (25) bei *Bradypterus* beschreibt, kann ich, obwohl es ohne knorplige Vorstufe zu entstehen scheint, nicht für einen Deckknochen halten; es käme, der Lage des Gebildes nach, auch keiner der bekannten Deckknochen in Betracht, wenn man nicht an einen Parasphenoidrest denken will. Vielmehr neige ich in diesem Fall zu der Ansicht, daß es sich hier mit großer Wahrscheinlichkeit um eine Bindegewebsverknöcherung in dem zur Skelettbildung fähigen Material handelt, „das ausgehend von der Latero-Ventralkante der parachordalen Schädelbasis die Ohrkapseln unterlagert“ (Reinbach, 23, S. 35). Damit wäre es Strukturen wie dem Processus tympanicus basisphenoidei oder dem Processus basioccipitalis zur Seite zu stellen. — Sollte das zutreffen, so hielte ich es für richtig, es nicht als Entotympanicum zu bezeichnen, auch wenn es später mit dem Tympanicum verschmilzt. — Für eine Abgrenzung in der Namensgebung halte ich den mit dem Entotympanicum zusammenhängenden Fragenkomplex aber noch für verfrührt; vielleicht sollte man den Ausdruck aber doch auf die aus dem 2. Visceralbogen stammenden Gebilde beschränken. — Bei *Bradypterus* findet Schneider (25) auf einem jungen Stadium dicht hinter dem Pterygoid einen völlig isolierten rundlichen Knorpel, der, wie Schneider wahrscheinlich macht, später vom Pterygoid umschlossen wird. Es erhebt sich dabei, wie Schneider ausführt, wieder die Frage, ob hier primordialer Knorpel oder Sekundärknorpel vorliegt. — Zwar kann Sekundärknorpel, wie Fawcett (4) und Hasskar (2) es für die Knorpel im Angulus und im Processus articularis der Mandibula zeigen, isoliert entstehen und dann erst nachträglich in Deckknochen eingebaut werden, doch möchte ich in diesem Fall Schneider zustimmen, der es für wahrscheinlicher hält, daß hier ein isolierter Teil des Processus pterygoideus der Ala temporalis vorliegt, daß es sich also um primordialen Knorpel, letzten Endes palatoquadrataler

Herkunft, handelt, — Eine Diskussion mit Starck ergab, daß wir übereinstimmend der Ansicht sind, daß bei den Säugern im Pterygoid wohl beide Knorpelarten, von Fall zu Fall verschiedenen, vorkommen können.

III Regio otica

Je weiter man in der Untersuchung in die hinteren Abschnitte des Craniums vordringt, um so grundlegender sind die Unterschiede zu *Dasypus*.

Schon die Basalplatte ist außergewöhnlich breit, und die Ohrkapseln nähern sich einander mit ihren vorderen Polen nicht

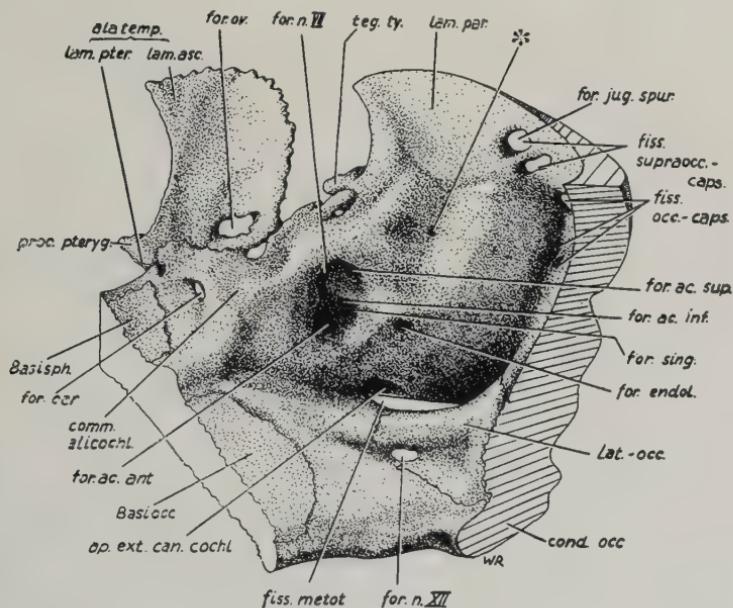


Abb. 20. *Zaedyus*. Modell der rechten Ohrkapsel in 20facher Vergr. — Ansicht von dorso-caudal und medial. * Medaler Eingang in den Recessus angularis. — 10 : 1

über ihr, wie bei *Dasypus*, sondern liegen, wenn auch mit ihren Längssachsen nach vorn konvergent, neben ihr. — So hat die Basalplatte von dorsal wie von ventral gesehen etwa die gleiche Breite. Eine Fissura basicapsularis besteht nicht, infolgedessen bilden vordere und hintere basicapsuläre Kommissur eine Einheit, die als Commissura basicapsularis communis bezeichnet werden kann. Erst die Fissura metotica trennt Basalplatte und Ohrkapseln wieder voneinander. — Die Ohrkapseln erheben sich sowohl dorsal wie ventral über bzw. unter das Niveau der Basalplatte; ventral wird die Grenze zwischen Kapseln und Platte zu-

dem durch einen tiefen Sulcus markiert. Die basicapsuläre Kommissur ist also wesentlich weniger dick als die Basalplatte. — Eine flache Bodenwelle, nicht aber eine ausgesprochene Crista transversa grenzt die orbitotemporalen gegen die caudalen Teile der Basalplatte ab.

Die Ohrkapseln selbst divergieren mit ihren Längsachsen nach hinten in einem wesentlich größeren Winkel als bei *Dasypus*, denn das Planum basale verbreitert sich, wie gesagt, nach caudal außerordentlich stark. Im Cavum cranii erhebt sich ihr vorderer Pol bei weitem nicht so hoch über die Basalebene wie bei *Dasypus*; caudal allerdings liegen sie etwa gleich hoch wie bei diesem. So steigen sie also, im ganzen gesehen, von oral nach caudal divergierend ziemlich erheblich an. — Die Pars cochlearis ist von der Pars vestibularis wie bei *Dasypus* durch einen Knick abgesetzt; in dem entstehenden Winkel liegen auch hier die Foramina acustica. Die lateral-hintere Fläche der Ohrkapseln ist wiederum durch die Prominenzen der Bogengänge begrenzt. Der hintere Ausläufer des Tegmen tympani schiebt sich ebenfalls zwischen die Prominenz des vorderen und des lateralen Bogengangs. Ein kleines Foramen führt in den nicht ganz so stark wie bei *Dasypus* ausgeprägten Recessus angularis, der auch hier nirgends mit den Räumen des Labyrinths zusammenhängt und ebenso auf der medial-hinteren Fläche der Ohrkapsel, also dem Cavum cranii zugewendet, eine etwas größere Öffnung besitzt. — Diese medial-hintere Fläche ist wesentlich stärker konvex als bei *Dasypus*; auch hier fehlt also eine Fossa subarcuata. Das Foramen endolymphaticum läuft nicht in einen Sulcus aus. — Die Zahl der Foramina acustica beträgt wiederum vier; sie teilen sich auf wie folgt:

Nervus octavus

a) Nervus vestibularis

	Ramus superior	Ramus inferior
Foramen ac. sup.	1. Ram. amp. ant. 2. Ram. amp. lat. 3. Ram. utricularis 4. . . .	Ram. sacc. minor (sup.) Ram. sacc. major (inf.)
Foramen ac. inf.		
Foramen singulare		1. Ram. sacc. singularis (post.) 2. Ram. amp. post.
Foramen ac. ant.	b) Nervus cochlearis	

Auf der linken Schädelseite zweigt der Ramus saccularis singularis im Foramen singulare selbst vom Ramus ampullae posterioris durch einen feinen Nebenkanal ab; ebenso entläßt der Ramus saccularis major im Foramen acousticum inferius einen kleinen Nebenzweig, der nach Durchtritt durch ein gleichartiges Kanälchen sich mit den Gesamtnerven wieder vereinigt, bevor er an den Sacculus tritt. Auf der rechten Schädelseite fehlen die Nebenkanäle, wenngleich die Nebenzweige der Nerven ebenfalls vorhanden sind. — Bemerkenswert ist, daß der Ramus saccularis minor aus dem Ramus inferior des Nervus vestibularis stammt und das Foramen acousticum superius nur zum Durchtritt benutzt. — Das Foramen faciale primarium liegt dicht vor dem Foramen acousticum superius. Alle Foramina, einschließlich des Foramen faciale, liegen in einer gemeinsamen, verhältnismäßig tiefen Grube, dem Meatus acusticus internus, im Unterschied zu *Dasypus*, wo das Foramen acousticum superius zusammen mit dem Foramen faciale primarium für sich allein sehr viel weiter dorsal liegt. Das Vorkommen eines besonderen Foramen acousticum anterius für den Nervus cochlearis hat *Zaedyus* mit *Dasypus* gemein; es ist im Schrifttum sonst nur noch für *Microtus* (Fawcett, 4) erwähnt. — Auch bei *Bradypus* zieht der Nerv wie sonst meist durch das Foramen acousticum inferius. In der Ausbildung eines gemeinamen Porus acusticus internus gleicht *Zaedyus* indessen *Bradypus*. — Die lateral-vordere Fläche der Ohrkapsel wird von einem ausgeprägten Tegmen tympani überdacht. Eine Crista parotica ist nur sehr schwach ausgebildet. Sie endet caudo-ventral in einem kurzen, nach vorn abwärts gerichteten Knorpelvorsprung, und nicht, wie bei *Dasypus*, im Processus styloides. Infolge der geringen Höhe der Crista ist die Fossa musculi stapedii (Fossa muscularis minor) nur eine flache, nach vorn unten weit offene Grube. — Oral über der Fenestra ovalis ist der Nervus facialis weitgehend in einen Knorpelkanal eingeschlossen, der noch einige — rechts und links verschieden geformte — Durchbrüche besitzt, von denen der wichtigste der am weitesten vorn medial gelegene für den Nervus petrosus superficialis major, also der Hiatus canalis facialis ist. Dorsal geht dieser knorpelige vordere Abschluß des Facialiskanals in die flächig-breite Commissura suprafacialis über.

An der Grenze zwischen der lateral-vorderen und der lateral-hinteren Fläche der Ohrkapsel bestehen zu den Verhältnissen bei

Dasyurus starke Unterschiede. Zunächst einmal entspringt der Processus styloides nicht knorplig am Neurocranium, sondern ist gelenkig mit ihm verbunden. Das Gelenk befindet sich auch nicht an der Stelle, an der es zu erwarten wäre, wenn man die Verhältnisse bei anderen Säugern, besonders bei *Dasyurus*, berücksichtigt, also am Ende der Crista parotica, sondern wesentlich

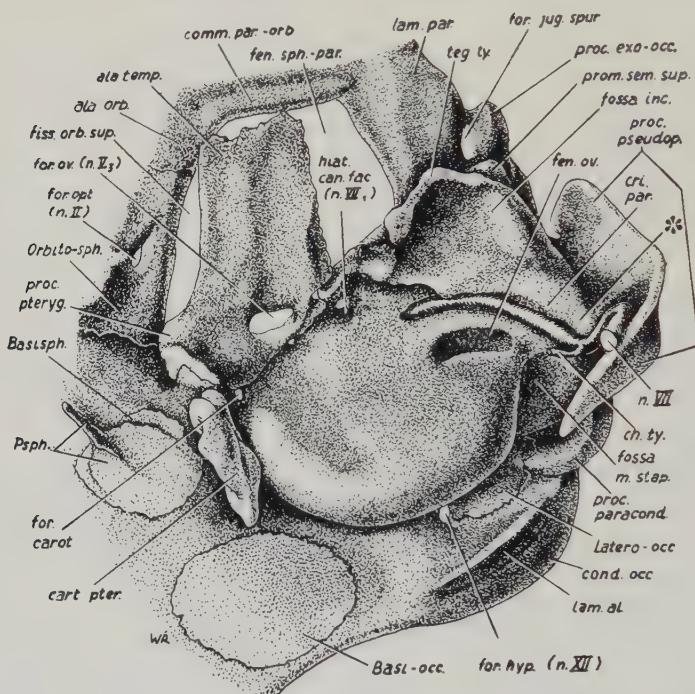


Abb. 21. *Zaedyus*. Regio otica. Ansicht links von ventral und vorn, nach Entfernung der Gehörknöchelchen. * Rest des ursprünglichen Ansatzes des Proc. styloides. — Nach dem Modell in 20facher Vergr. — Hier 10:1

weiter caudal, hinter dem Ursprung des Musculus stapedius, unter dem Abschnitt der Ohrkapsel, die den lateralen Bogengang enthält (Abb. 25). Dieses Verhalten ist offensichtlich sekundär; phylogenetisch sicher, ob auch ontogenetisch, könnte nur die Untersuchung früherer Stadien klären. Es lässt sich sogar noch der „eigentliche“ Ansatz des Processus styloides feststellen, und zwar an Hand des Nervenverlaufs in dieser Region. Denn der Nervus facialis läuft einschließlich der von ihm abzweigenden Chorda tympani vor dem Processus styloides nach außen, und

ebenso sogar noch der Nervus tympanicus sowie der Nervus auricularis vagi. Offenbar ist der oben erwähnte Knorpelvorsprung, in den die Crista parotica ausläuft, und um den der Nervus facialis eine Biegung macht, bevor er dann nach vorn unten zieht, der ursprüngliche Ort für den Ansatz des 2. Visceralbogens (Abb. 21). — Dieses Verhalten des Processus styloides ist meines

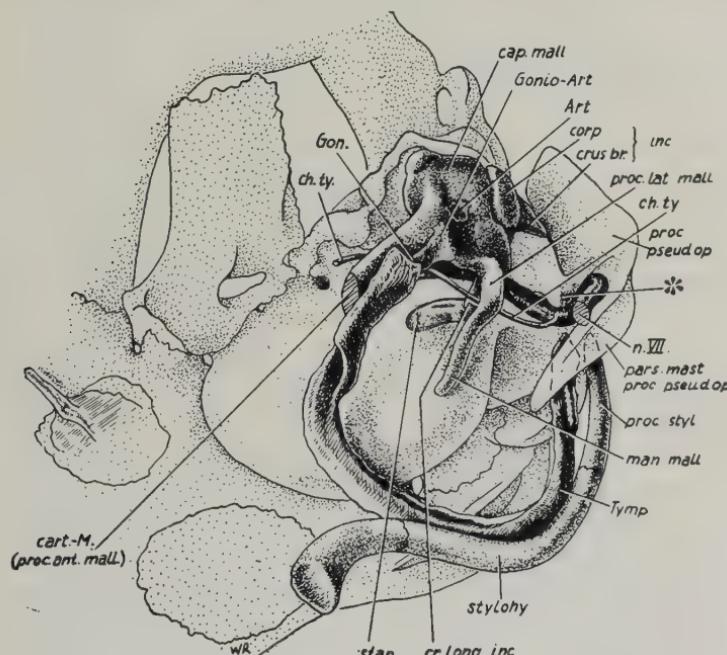


Abb. 22. *Zaedyus*. Wie in Abb. 21, jedoch mit Gehörknöchelchen, Stylohyale, Tympanicum, Goniale, Facialis und Chorda tympani. — 10:1

Wissens ein erstmalig aufgedeckter Befund. Aber so grundlegend auch der Unterschied zum üblichen Verhalt zwischen Processus styloides einerseits und Os tympanicum, Nervus facialis, Chorda tympani sowie Musculus stapedius andererseits ist, so leicht ist er erklärbar, eben dadurch, daß der Fortsatz seine primäre Anheftung aufgegeben und eine sekundäre anderweitige gefunden hat. — Das wird erstens dadurch wahrscheinlich gemacht, daß der Fortsatz nicht wie sonst homokontinuierlich vom Cranium entspringt, sondern sich mittels einer gelenkähnlichen Verbindung anheftet. Zweitens läßt sich das aus dem Verhalten des Os tympanicum ablesen. Im allgemeinen liegt dieser Deckknochen des Meckelschen Knorpels mit seinem nach hinten aufgebogenen Ende

lateral vor dem Processus styloides (vgl. z. B. Abb. 2 in Reinbach, 23). Eine Ausnahme davon finde ich in der Literatur nur bei *Miniopterus* (Fawcett, 6), wo er zusammen mit dem „Metatympanicum“ (Entotympanicum) medial hinter dem Fortsatz liegt. — Hier, bei *Zaedyus*, liegt der Knochen, ähnlich wie bei *Miniopterus*, medial vom Processus styloides (Abb. 23 u. 24). Die Chorda tympani jedoch, die sich im allgemeinen, und auch bei *Dasypus*, von hinten außen kommend zwischen dem medial von ihr gelegenen Processus styloides und dem Tympanicum, das sie lateral liegen läßt, nach vorn medial in das Cavum tympani begibt, hat bei *Zaedyus* zum Tympanicum ihre ursprüngliche Beziehung beibehalten: sie läuft dicht medial neben dem Knochen vorbei. Das Tympanicum selbst wiederum hat in bezug auf den am Ende der Crista parotica befindlichen Rest des Processus styloides ebenfalls seine normale Lage; es liegt lateral von diesem Vorsprung. So liegt die Chorda tympani also auch zu diesem Vorsprung in ihrer althergebrachten Lage. — Schwieriger ist der Fall dann zu beurteilen, wenn die Chorda tympani allein medial vom Processus styloides nach vorn oben zieht, während der Nervus facialis sich unverändert lateral um den Fortsatz schlingt, wie bei *Manis* (van Kampen, 17; Stark, 29) sowie *Didelphys* (Gaupp, 15; Toeplitz, 31; der Befund kann von mir bestätigt werden) und zwei weiteren Marsupialiern (*Dasyurus*, Corrds, 3; *Phasolarctos*, van der Klauw, 18). — Stark (29) beschreibt (S. 61) und erörtert (S. 101 ff.) den Fall bereits ausgiebig und schreibt u. a. den Satz: „Die Ursache liegt im Verhalten der Skeletteile selbst und nicht im Verhalten der Nerven. Diese sind bei allen Säugern homolog.“ — Dem stimme ich voll zu. Denn völlig konstant sind sämtliche Wirbeltiere mit dem Erbe bedacht, daß die Chorda tympani sich primär außen um den 2. Visceralbogen schlingt. Alle Abweichungen müssen sekundärer Natur sein, und verändert haben kann sich dann nur der Skeletteil bzw. seine Lage. — Wieder erweist sich, daß Nerven, und mit gewisser Einschränkung auch Gefäße, in der Genese starr, die Skeletteile dagegen plastisch sind. Für den Seitenwechsel von Skeletteilen in bezug auf Nerven gibt es dabei zwei Möglichkeiten: Entweder „umfließt“ der Skeletteil den Nerven unter Bildung zunächst einer Inzisur, dann eines Foramens, und schließlich wieder einer Inzisur auf der gegenüberliegenden Seite — diesen Modus halte ich bei dem hier in Rede stehenden Fall für unwahrscheinlich — er tritt

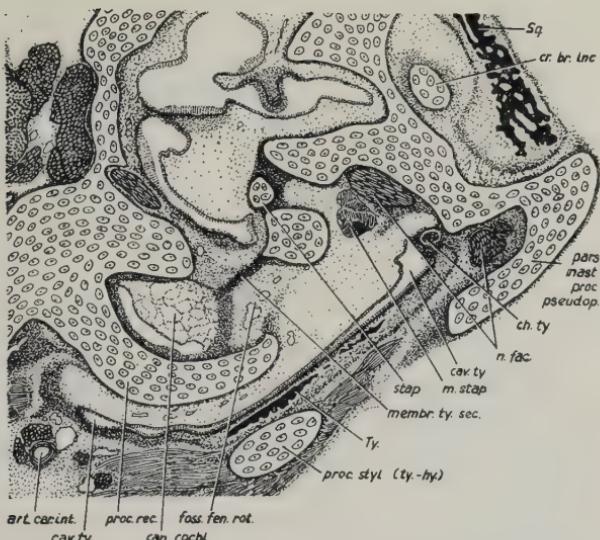


Abb. 23. *Zaedyus*. Regio otica links im Bereich der Fossulae fenestrae rotundae Frick. Beziehung der Chorda tympani und des 2. Visceralbogens zum Tympanicum. — 16 : 1

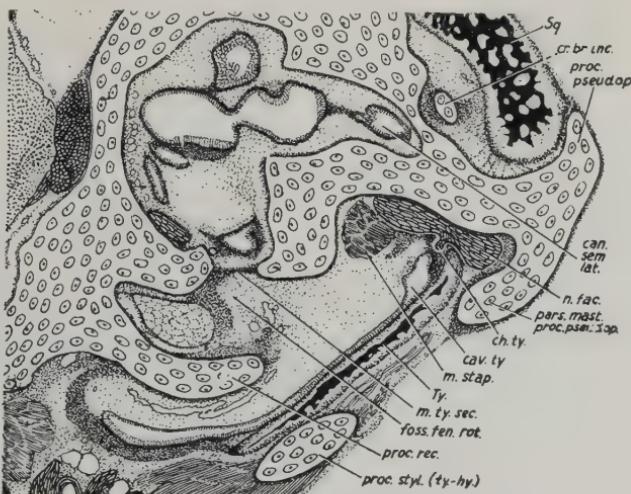


Abb. 24. *Zaedyus*. Schnitt etwas weiter caudal als in Abb. 23. — Proc. pseudopercularis mit Pars mastoidea. — 16 : 1

im allgemeinen nur ein, wenn starke Lageveränderungen der Skeletteile statthaben, was hier nicht der Fall ist. Die zweite Möglichkeit ist die, daß der Skeletteil auf weite Strecken ohne Hinterlassen von Resten resorbiert wird. Für den Nerven

besteht dann keine Veranlassung mehr, einen bogenförmigen Umweg zu machen; nach Fortfall des Hindernisses verkürzt er sich.— Starck (29) schreibt nun, daß keine kontinuierliche Verbindung (auch nicht ligamentöser Natur) zum Zungenbein bei seinen beiden *Manis*-Embryonen nachweisbar sei, und weiter, daß der ganze obere Teil des Hyalbogens ohne Zweifel stark reduziert sei. Das Perichondrium der Cornua hyalia setzt sich zwar nach hinten oben eine Strecke weit in Form eines dünnen bindegewebigen Stranges als Ligamentum stylohyoideum fort, kann aber nicht bis zum Cranium verfolgt werden.— Ich möchte auf Grund dieses Befundes annehmen, daß die Reduktion des 2. Visceralbogens in diesen Fällen ursprünglich noch weitergehend war, als es der Befund an den untersuchten (Einzel-)stadien zeigt, so daß die Chorda tympani ohne Schwierigkeit ihren Weg verkürzen konnte. Im weiteren Verlauf der Genese sind dann die distalen, dem Cranium verhafteten Reste des 2. Bogens erneut ausgewachsen und haben einen in seinen wesentlichen Teilen sekundären Processus styloides gebildet.— Eine ähnlich vorübergehende Reduktion des Processus styloides, wie Starck sie für *Manis* erläutert, halte ich also auch bei *Zaedyus* für wahrscheinlich.

Die Verhältnisse in dieser Gegend werden weiter kompliziert durch eine Bildung, die ich bereits in der *Dasyurus*-Arbeit berührte (23, S. 36, und Abb. 10). Es ist dies der dort als „Processus opercularis“ bezeichnete Fortsatz (Abb. 4 u. 21—30).— Er stellt eine weit nach lateral ausladende, sehr viel höhere als breite, steil gestellte Knorpelplatte dar, die ventral in einem Winkel von etwa 60° nach medial abgebogen ist und dort in einer freien Spitze endet, die ihrerseits den hinteren Abschnitt des Cavum tympani von unten her umfaßt. Der Ansatz des Gebildes an der Ohrkapsel liegt im Bereich einer Knorpelmasse, die im Inneren den Canalis semicircularis lateralis enthält. Dorsal endet er frei in einen nach caudal ausgeschweiften Lappen. Seine freie lateral-vordere Kante ist also, abgesehen von dem erwähnten starken Knick, ziemlich geradlinig. Der Fortsatz umfaßt mit seinem oberen Teil das Squamosum von hinten außen her, so daß der Knochen also in eine tiefe, steil nach vorn abwärts verlaufende Rinne eingelagert ist.— Ein ähnlicher Fortsatz wie bei *Zaedyus* findet sich bei *Talpa* (Fischer, 9; Noordenbos, 20), *Sorex* (de Beer, 1), *Suncus* und *Chrysochloris* (Roux, 24).— Zunächst scheint mir nach Durchsicht einer Serie von *Talpa* festzustehen, daß die Fortsätze

dieser Insectivoren einander homolog sind. Die Abbildungen, die de Beer und Roux bringen, zeigen durchaus die gleichen Verhältnisse. Dieser von Fischer so benannte Processus opercularis der Insectivoren entspringt an der Ohrkapsel, und zwar über

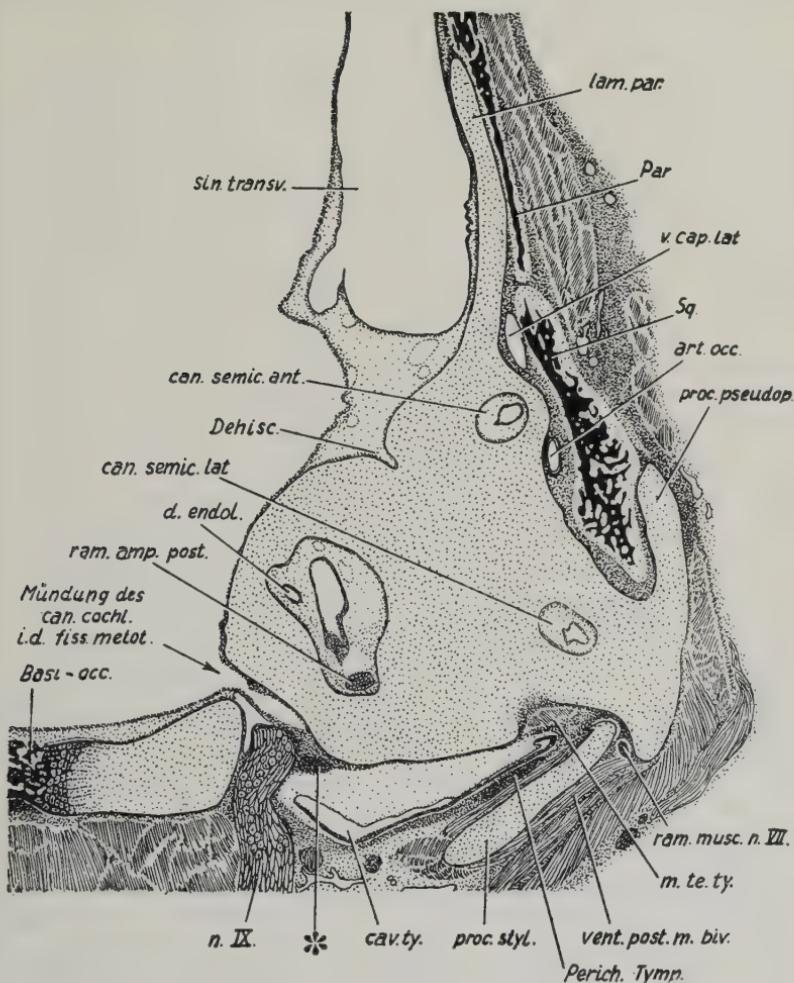


Abb. 25. *Zaedyus*. Beziehung des Squamosum zum Proc. pseudoperocularis; Anlagerung des 2. Visceralbogens an die Ohrkapsel. * bindegewebiges caudales Ende des Proc. recessus. — 15 : 1

dem lateralen Bogengang. Er reicht im allgemeinen ziemlich weit nach vorn, so daß er den hinteren Winkel der Fenestra sphenoparietalis verdeckt und dort über dem Tegmen tympani liegt. Immer zieht die Vene, die aus dem Sinus transversus kommend, durch das Foramen jugulare spurium nach außen tritt, als Vena

capitis lateralis in der von dem Fortsatz gebildeten Rinne nach vorn; der Fortsatz verdeckt also die Vene. Und immer bedeckt das Squamosum oder dessen bindegewebige Fortsetzung den Processus von außen. Es scheint daher zunächst, als sei der Fortsatz eine den Insectivoren eigene Bildung, wenn auch Roux annimmt, daß er möglicherweise häufiger vorkommt und nur wegen der relativ seltenen Untersuchung von Spätstadien noch nicht öfter gefunden worden sei. — Bei eingehender Prüfung scheint es mir indessen, als ob man den Fortsatz bei *Zaedyus* als allenfalls analoge, nicht aber homologe Bildung zum Processus opercularis der Insectivoren auffassen kann. — Es bestehen — neben einigen wenigen Gemeinsamkeiten — doch immerhin grundlegende Unterschiede. — Gemeinsam haben die Fortsätze, daß sie seitlich an der Ohrkapsel entspringen und daß in der durch sie gebildeten Furche die Vena capitis lateralis verläuft. Während jedoch der Processus opercularis der Insectivoren über dem lateralnen Bogen-gang von der Ohrkapsel entspringt und von vornherein so hoch angelegt ist, daß er über dem Tegmen tympani liegt, entspringt der Fortsatz bei *Zaedyus* durchaus lateral neben dem seitlichen Bogengang. Er liegt im wesentlichen hinter, und in seinen vordersten Abschnitten weit unter dem Tegmen tympani, von dem er durch das gesamte Mittelohr getrennt ist. Weiter umfaßt er vermöge seiner mehr ventralen Lage den Nervus facialis vor dessen endgültigem Austritt aus dem Schädel; der Processus opercularis der Insectivoren hat zum Facialis gar keine Beziehungen. Und schließlich — und das scheint mir der stichhaltigste Grund zu sein: Das Squamosum liegt im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Insectivoren medial von dem Fortsatz, in der von diesem und der seitlichen Ohrkapselwand gebildeten Rinne. — Man könnte einwenden, daß der Fortsatz bei *Zaedyus* möglicherweise spät entstünde, zu einem Zeitpunkt, zu dem das Squamosum längst gebildet ist, so daß dem Fortsatz keine andere Wahl bleibt, als lateral vom Knochen auszuwachsen. Aber auch bei *Chrysochloris* (*Eremitalpa*) entsteht der Fortsatz, wie Roux zeigt, spät, und liegt dort dennoch medial vom Squamosum. — Dem Ansatz am Cranium nach sowie nach ihrer Lage zum Nervus facialis entspricht die ventrale Spitze des Fortsatzes einem Processus mastoideus. Auch die Lage zum ursprünglichen Abgang des Processus styloides spricht dafür. — So möchte ich also eine Homologie des Fortsatzes bei *Zaedyus* mit dem Processus opercularis der Insec-

tivoren bei näherer Prüfung ablehnen, und daher für das Gebilde den Namen „Processus pseudopercularis“ vorschlagen; der dem Processus mastoideus für homolog erachtete ventrale Teil mag als „Pars mastoidea“ bezeichnet werden.

Das Tegmen tympani ist recht gut ausgeprägt; es besitzt ähnlich wie bei *Dasypus* über dem Caput mallei einen Knick; der vordere Teil neigt sich also abwärts. Mit der in ihren lateral-vorderen Teilen unregelmäßig geformten Commissura suprafacialis hängt das Tegmen ebenfalls zusammen. Das Cavum supra-cochleare ist ein fast vollständig geschlossener Raum, der nur vorn als größere Öffnung den Hiatus canalis facialis besitzt.

Die Vorderfläche der Ohrkapsel ist nicht halbkugelig, sondern ziemlich flach; der untere Umfang der Kapsel jedoch ist im Gegensatz zur Vorderfläche ziemlich stark konvex. So erscheint der Raum, der Cochlea und Recessus anterior enthält, wie zusammengedrückt. Ein Sulcus manubrii mallei in der Gegend des Promontoriums ist nicht vorhanden. — Die Lamina parietalis reicht in ihrem Ursprung wesentlich weiter nach oral als bei *Dasypus*; sie läßt die hinteren Abschnitte des Tegmen tympani lateral von sich, so daß zwischen beiden eine nach außen oben offene Rinne entsteht. Der obere Rand der Parietallamelle ist unregelmäßig konturiert und rechts und links etwas verschieden; rechts befindet sich nahe dem Rand ein kleines vom Parietale gedecktes Loch, dem links eine Inzisur entspricht. Eine einseitig links befindliche kleine Dehiszenz liegt etwas hinter dem Zentrum der Lamelle. Die Commissura parietoorbitalis ist außerordentlich hoch und bildet, außen vom Parietale und Frontale bedeckt, den größten Teil der Seitenwand des Cavum cranii.

Der Binnenraum der Ohrkapsel weist im Vergleich zu *Dasypus* wohl Formunterschiede, jedoch keine grundsätzlichen Verschiedenheiten auf. Das Septum cartilagineum des Cavum cochleare ist in seinen vorderen Abschnitten nur sehr schwach ausgeprägt; es hat den gleichen Verlauf wie bei *Dasypus* und wird erst in seinen caudalen Abschnitten höher, dort, wo es in das Septum metacochleare übergeht. Die Lage dieser Scheidewand gleicht der bei *Dasypus*. Der Processus recessus ist kräftiger noch als bei dem jüngeren *Dasypus*-Exemplar ausgebildet und begrenzt medial die wie dort verhältnismäßig große Fenestra rotunda. Deren Form ist wie bei *Dasypus* nicht rundlich, sondern, ausgehend von einer großen rundlichen Öffnung nach medial-hinten,

also entlang dem lateralen Rand des Processus recessus, spitz ausgezogen. Der Canaliculus cochleae, dessen Öffnung zur Fissura metotica zum Teil vom medialen Rand des Processus recessus gebildet wird, besitzt ein ziemlich weites, auf dem Querschnitt ovales Lumen. — Der Processus recessus ist also im wesentlichen die caudo-basale Wand des Canaliculus; jedoch nur dann, wenn man die Lage der gut ausgebildeten Membrana tympani secundaria nicht berücksichtigt. — Der caudale Teil des Processus recessus lagert sich der Unterfläche der Ohrkapsel von ventral an und verschmilzt mit ihr. Er ist jedoch morphologisch von ihr abgrenzbar und geht weiter caudal schließlich in ein Band über, das an der medialen Kante der Unterfläche der Ohrkapsel, also als laterale Begrenzung der Fissura metotica nach caudal verstreicht (Abb. 25). Eine Vene durchsetzt den Processus nicht. — Die Membrana tympani secundaria hat im Prinzip die gleiche Lage und den gleichen Ansatzverlauf wie bei *Dasypus*, liegt also in der Tiefe eines Recessus (Fossula fenestrae rotundae Frick) und setzt mit ihrem medialen Rand in der Nähe der lateralen Kante des Processus recessus auf dessen Dorsalfläche an. Ein sich nach hinten verschmälernder lateraler Saum des Processus ist also vom Canaliculus cochleae ausgeschlossen und gehört zur Fossula fenestrae rotundae; mit anderen Worten: Hinten medial kommt die Membrana tympani secundaria dem Rand der Fenestra rotunda am nächsten. — Die Crista intervestibularis trennt auch bei *Zaedyus* den Recessus anterior des Cavum vestibuli vom Recessus utriculo-ampullaris inferior; sie ist nicht so stark ausgeprägt wie bei *Dasypus* und ist bei *Zaedyus* keinesfalls durch die Fossa musculi stapedii bedingt. Die Ohrkapselwand weist in diesem Gebiet eine beträchtliche Stärke auf. Die Lage der in sich etwas geschwungenen Fenestra ovalis entspricht der bei *Dasypus*. Die inneren Öffnungen der Foramina acustica liegen naturgemäß etwas näher zusammen als bei diesem; wesentliche Unterschiede sind jedoch nicht vorhanden. Das Foramen endolymphaticum liegt medial neben dem Beginn des Crus commune, also nicht wie bei *Dasypus* sehr viel weiter vorn. Ein Halbkanal in der medialen Ohrkapselwand führt auch hier im Cavum nach hinten auf das Foramen zu. Das Crus commune geht im Gegensatz zum Verhalten bei *Dasypus* gleich nach hinten oben ansteigend vom Cavum vestibuli ab. Über die Bogengänge sind keine Besonderheiten zu vermerken.

IV. Regio occipitalis

Am auffälligsten in dieser Region ist das breite Planum basale; es kommt in seiner Form dem von *Erinaceus* und dem anderer Insectivoren nahe. Die Condyli occipitales bilden den caudalen Abschluß der beiden Gabelzinken der Basalplatte, die ihrerseits das Foramen occipitale magnum in seinem vorderen unteren Teil begrenzen. Die Gelenkfläche der Condylen ist stark konvex gewölbt und sieht daher zum Teil nach ventral, zum Teil nach caudal. — Die Foramina hypoglossi durchsetzen die Gabelzinken von hinten oben nach vorn unten. Es ist jederseits nur ein Foramen vorhanden. — Dicht vor dem vorderen Ende der Condyli occipitales gehen von der Ventralfäche der Basalplatte die Laminae alares ab. Sie sind dünne schmale, aber sich von medial nach lateral weit erstreckende Knorpelplatten, der Struktur des Knorpels nach zu schließen offensichtlich jünger als das übrige Primordialcranium. Sie reichen medial von einer Sagittalebene, die durch den medialen Rand der Foramina hypoglossi geht, bis nach lateral zu einer Ebene, die den lateralen Rand der Condyli occipitales berührt. Mit einem letzten Ausläufer setzen sie sich in einen Fortsatz fort, den ich in der *Dasyurus*-Arbeit (23) bereits erwähnte und ebenfalls als einen Teil der Lamina alaris ansah und bezeichnete. — Nach Fertigstellung des Modells dieser Arbeit ergab sich jedoch einwandfrei, daß dieser laterale Höcker morphologisch nicht zur Lamina alaris zu rechnen ist, sondern einen Processus paracondylicus darstellt. Der Fortsatz sitzt, wie der Name es fordert, seitlich und etwas vor dem Condylus occipitalis als eine dicke, nach vorn abwärts geneigte Lamelle mit einem freien vorderen Rand, ganz ähnlich wie die Lamina alaris. Nach medial verstreicht sein vorderer Rand in Richtung auf den Knorpelbalken, der das Foramen hypoglossi vom Foramen metoticum trennt, liegt also etwas über der Lamina alaris. Gleichwohl bilden beide Fortsätze, also Lamina alaris und Processus paracondylicus, zusammen eine nach vorn geöffnete Schale unter dem Foramen hypoglossi, begrenzen also nach unten den oralwärts weit geöffneten Recessus supraalaris. — Aus der Durchsicht der Serie allein ließen sich diese Verhältnisse selbst bei Erfahrung in diesen Dingen nicht klar erkennen; es sei demnach hier eine Berichtigung dieser Abbildung gebracht (Abb. 26). — Ich bin indessen, zum Teil auf Grund der Erwägungen von Frick (11, S. 80 ff.), zu der Ansicht gekommen, daß der Processus para-

condylicus als Verschmelzungsprodukt der Processus transversi und damit als altes phylogenetisches Erbe der Lamina alaris als einer Neuerwerbung gegenüberzustellen ist. Daß sowohl das eine wie das andere Element, manchmal beide, fehlen können, spricht

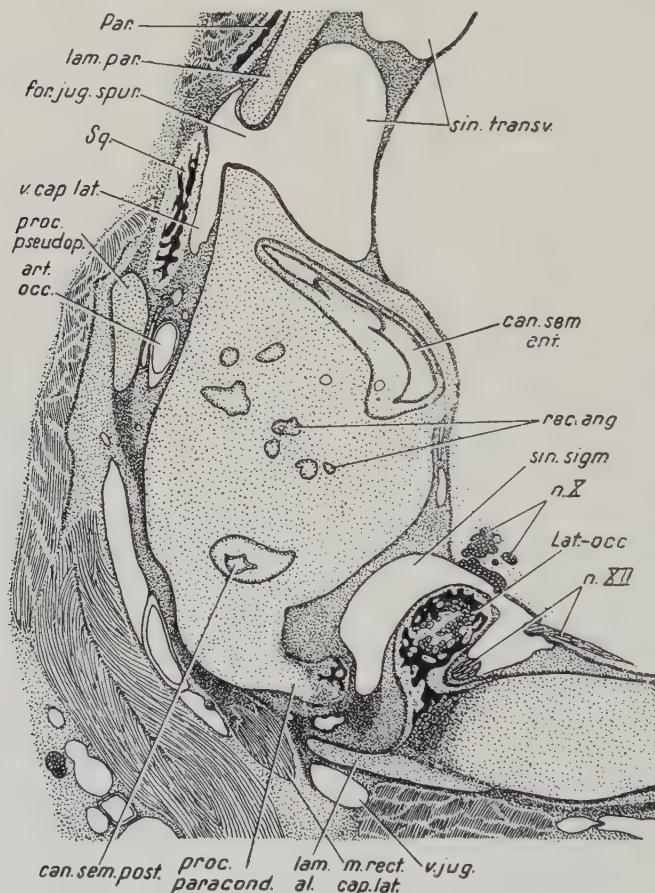


Abb. 26. *Zaedyus*. Lamina alaris und Proc. paracondylicus rechts. Berichtigte Abb. aus Reinbach (23). — 15:1

nach den Erfahrungen der vergleichenden Embryologie nicht dagegen und hängt von anderen Dingen ab. — Ein Ursprung des Rectus capitis lateralis an der Lamina alaris muß dann, wie Frick betont, auch sekundären Ursprungs sein, zumindest, wenn man annimmt, daß der althergebrachte Ursprung für den Muskel der Processus transversus ist. Zur Homologisierung ist der Muskel dann nur sehr bedingt zu verwenden.

Die Fissura metotica hat annähernd die gleiche Form wie bei *Dasypus*. Die stark ausgeprägte Commissura (ex-)occipitocapsularis begrenzt die hintere Ecke der Fissur. Die Fissura (ex-)occipitocapsularis ist auf einige wenige, unregelmäßig geformte Löcher reduziert, die dann wieder von einer etwas stärker kompakten Knorpelmasse, der Commissura supra-occipitocapsularis abgelöst werden. Der darauf folgende Spalt ist die Fissura supra-occipitocapsularis, die durch eine weitere, auf beiden Seiten verschiedenen stark ausgebildete Knorpelbrücke in den hinteren Rest dieser Fissur und den vorderen größeren verbleibenden Teil, das Foramen jugulare spurium, unterteilt wird. Die Knorpelbrücke zwischen Lamina parietalis und Pars supraoccipitalis des Occipitalpfeilers ist die Commissura parieto-occipitalis. Die Occipitalpfeiler setzen sich nach der Einteilung von Fawcett aus der Pars exo-occipitalis und der darauf folgenden Pars supra-occipitalis zusammen. — Die Pars supra-occipitalis zeigt eine Eigenheit, die insbesondere bei Insectivoren (siehe Roux, 24) häufig angetroffen wird. Es ist das ein Fortsatz am oberen Ende der Pars, der wie ein Deckel von hinten her das Foramen jugulare spurium seitlich verdeckt. — Ich hatte mich bereits in der *Dasypus*-Arbeit gegen die von Fawcett und auch von de Beer angenommene Homologisierung dieses Gebildes mit dem Processus opercularis der Insectivoren ausgesprochen, indem ich der Ansicht von Roux zustimmte, der nachwies, daß beide Fortsätze genetisch nichts miteinander zu tun haben. Ich schlage vor, den Fortsatz als Processus exo-occipitalis zu bezeichnen, um ihn eindeutig vom Processus opercularis zu distanzieren. — Die Form der Umrandung des Foramen occipitale magnum gleicht ungefähr der Form der menschlichen Patella; der unsymmetrische Winkel liegt im dorso-caudalen Rand des Foramen in der Mittellinie und beträgt etwa 90° . Dadurch, daß die schräg nach medial hinten oben strebenden Occipitalpfeiler mit ihrem medialen Rand etwa von der Mitte der Knorpelmasse entspringen, die die Condyli occipitales bildet, entstehen am lateralen Rand des Foramen magnum ebenfalls zwei Winkel. Eine Gerade, die in der Mittellinie den vorderen mit dem hinteren Rand des Foramen verbindet, hat zur Ebene der Basis eine Neigung von etwa 50° . Eine solche Messung wird aber m. E. den Verhältnissen des Foramen magnum nicht ganz gerecht. Der vordere Umfang des Loches liegt nämlich in einer horizontalen, dem Planum basale entsprechenden Ebene; er wird durch die

Ränder der auseinanderstrebenden „Gabelzinken“ des Planum gebildet. — In den lateralen Winkeln ändert sich dann plötzlich die Verlaufsrichtung des Randes des Foramen; der Rand wird jetzt durch die unvermittelt und ohne Biegung geradlinig aufstrebenden Occipitalpfeiler gebildet. — Legt man eine Ebene durch die drei Punkte: Laterale Winkel und hinterer oberer Winkel des Foramen, eine Ebene, die dem hinteren oberen Umfang beiderseits anliegt, so beträgt der Winkel dieser Ebene zur Basisebene, und damit auch zur Ebene durch die vorderen unteren Ränder des Foramen magnum etwa 60° . Die Spitze des Winkels zwischen diesen beiden Ebenen liegt also in der Verbindungsline der beiden seitlichen Ecken des Foramen occipitale magnum. — Eine Incisura intercondylica fehlt. Das Tectum posterius ist außerordentlich hoch; außen ist sein unterer Rand, also die Begrenzung des hinteren oberen Umfangs des Foramen magnum, etwas aufgewulstet. Der obere Rand besitzt in der Mitte eine Aussparung, die die beiden Occipitalpfeiler deutlich gegeneinander abgrenzt. — Von einem Tectum synoticum kann ganz offensichtlich nicht geredet werden, wie eine Lateralansicht des Craniums (Abb. 27) deutlich zeigt: Die Commissurae parieto-occipitales erreichen wohl in großer Ausdehnung die Occipitalpfeiler, berühren sich jedoch in der Mittellinie nicht.

Ersatzknochen: Das Basioccipitale hat annähernd kreisrunde Ausdehnung, liegt im Zentrum der Basalplatte der Regio occipitalis und erreicht den Rand des Foramen occipitale magnum noch nicht; auch seitlich erstreckt es sich noch nicht ganz bis zu dem Winkel, den die Ohrkapsel mit dem Planum basale bildet (das ist also die Stelle, an der bei *Dasypus* die Fissura basicapsularis liegt). Der Knochen ist also, wenn auch absolut größer als bei *Dasypus*, doch relativ etwas kleiner. — Das Latero-occipitale verhält sich bezüglich seiner Ausdehnung umgekehrt: von außen hat es zwar zunächst den Anschein, als sei es relativ wenig größer als bei *Dasypus*. Diese Tatsache ist jedoch dadurch bedingt, daß der Processus paracondylicus, der sich vorn unten seitlich an die Verknöcherung anschließt, nicht in diese mit einbezogen ist; entfernt man ihn, so sieht man, daß das Latero-occipitale weit nach vorn bis in den Recessus supraalaris reicht. Dem entspricht auch die Verknöcherungsgrenze im Cavum cranii: Sowohl die hintere Hälfte des Foramen hypoglossi wie auch der Fissura metotica sind bereits von der Verknöcherung ergriffen. — Der Condylus occi-

pitalis ist mit seiner gesamten Masse auch hier bei *Zaedyus* von der Verknöcherung streng ausgenommen; es wird somit auch im Zuge der Verknöcherung noch deutlich, daß er genetisch der Basalplatte zuzurechnen ist und mit den Occipitalpfeilern direkt nichts zu tun hat. — Das Supra-occipitale ist ebenfalls im ganzen ausgedehnter als bei dem jüngeren *Dasypus*-Exemplar, es erreicht aber im Gegensatz zu den Verhältnissen dort wohl den oberen, nicht aber den unteren Rand des Tectum posterius. — Die Verhältnisse der Gelenkhöhlen der Atlanto-occipitalgelenke gleichen denen von *Dasypus*; die Gelenkhöhlen hängen also insgesamt miteinander zusammen.

V. Visceralskelett

Die Symphyse der Meckelschen Knorpel liegt unter dem Vorderrand des Praemaxillare; sie ist ein verhältnismäßig lang ausgezogener Dorn, auf den die beiden Visceralspangen von caudal kommend zusammenstreben. Diese sind in ihrem Verlauf nur wenig gebogen, wenn man von der Aufwärtsbiegung absieht, die sie an ihrem hinteren Ende, im Bereich des Ramus mandibulae, besitzen. Ihr hinteres Ende, der Malleus, weicht von der Form bei *Dasypus* ziemlich stark ab. Das Capitulum mallei erhebt sich nach dorsal wesentlich über das hintere Ende des Meckelschen Knorpels, den Processus anterior mallei. Vom Capitulum mallei aus gesehen geht der Processus anterior, im Gegensatz zum Verhalten bei *Dasypus*, ziemlich steil nach unten abfallend nach vorn, so daß er mit dem Anfangsteil des Manubrium nicht einen rechten, sondern einen spitzen Winkel bildet. Das Manubrium ist nicht so stark nach vorn abgewinkelt und besitzt nahe seiner Wurzel einen gut ausgebildeten Processus lateralis. Ein sehr kleiner Processus muscularis für den Musculus tensor tympani ist an entsprechender Stelle vorhanden. Wie bei *Dasypus* ist außer einer Ersatzverknöcherung im Anschluß an das caudale Ende des Goniale ein weiterer isolierter kleiner Knochenherd im Corpus vorhanden, das Articulare.

Der Stapes besitzt die im allgemeinen bei den Säugern wenig variierende Form; der Knorpel der Fußplatte unterscheidet sich auch hier deutlich von den übrigen Anteilen. — Eine Cartilago Paauw in der Sehne des M. stapedius fehlt.

Über die Form des Incus ist im Unterschied zu *Dasypus* lediglich zu berichten, daß das Crus breve etwas massiger und kürzer

ist als dort. — Insgesamt sind die Gehörknöchelchen beträchtlich groß.

Das Basihyale liegt wie bei *Dasypus* vor dem oberen Rand der Cartilago thyreoidea. Sein unterer Fortsatz ist nicht so kräftig ausgebildet wie dort. Die Cornua branchialia I verhalten sich ebenfalls wie bei *Dasypus* und gehen am caudalen Ende in die Cornua hyoidea der Cartilago thyreoidea über. Nahe der Medianlinie setzen am Corpus des Basihyale die Cornua hyalia an. Sie beginnen mit einem kurzen Hypohyale, das gegen das folgende eigentliche Cornu nur unvollständig abgesetzt ist. Die Cornua sind verhältnismäßig kurz; ihr caudales Ende erreicht nicht einmal das Ende der Cornua branchialia I. An ihr Ende schließt sich, deutlich abgesetzt, das Stylohyale an. Es zieht stark gebogen nach hinten außen und heftet sich in der auf S. 105 ff. beschriebenen Weise als Processus styloides am Neurocranium an. — Es ist zu etwa einem Viertel seiner Länge verknöchert; der Bereich liegt etwa im zweiten Viertel, von oral gerechnet. — Sieht man von der heterokontinuierlichen Anheftungsstelle am Neurocranium ab, so ist der Zusammenhang des Corpus des Basihyale mit dem Neurocranium ohne Unterbrechung knorplig.

Die Cartilago thyreoidea ist in ihren dorsalen Abschnitten ähnlich wie bei *Dasypus* geformt; über ihre ventro-caudalen Abschnitte läßt sich nichts aussagen, da sie durch den Schnitt, der den Kopf vom Rumpf trennte, mit entfernt wurden. Der Knorpel wurde daher, ebenso wie das Cricoid, die Epiglottis sowie die Arytaenoide, wohl modelliert, aber nicht gezeichnet.

Auch die Cartilago cricoidea ist größtenteils durch den Schnitt entfernt.

Die Cartilagines arytaenoideae sind massiver als bei *Dasypus* und hängen wie dort am caudalen Ende homokontinuierlich durch jungen Knorpel miteinander zusammen. Sie sitzen der ziemlich starken Lamina cricoidea breit auf und liegen beiderseits sehr dicht neben der Mittellinie. Die Processus vocales sind kräftig entwickelt; der Apex der Knorpel ist steil dorsal aufgerichtet. Die dorsal gelegene Ursprungsfläche der Musculi interarytaenoidei transversi ist außerordentlich breit. Cartilagines corniculatae fehlen.

Die Cartilago epiglottidis besteht auch bei *Zaedyus* wieder aus vorknorpligem, grundsubstanzlosem Gewebe, ist jedoch gut gegen ihre Umgebung abzugrenzen. Im ganzen ist ihre Form ähnlich

wie bei *Dasypus*; der dort beschriebene Giebel in der Mittellinie steigt nicht so steil an; die beiden kleinen paramedianen Zapfen am caudalen Ende fehlen. Immerhin ist in der Mittellinie ein kleiner Einschnitt vorhanden.

Deckknochen

1. Neurocranium

Interparietale

Ein Interparietale fehlt.

Parietale

Das Parietale lagert sich als gewölbte Schale der Lamina parietalis und der supraoccipito-capsularen Kommissur an; der Processus supraoccipitalis selbst bleibt frei. Im Bereich des Os supraoccipitale hebt sich der Knochen etwas von seiner Unterlage ab; ein Zusammenhang beider Knochen besteht also nicht. Vorn erstreckt er sich in geringer Ausdehnung auf die Commissura parietoorbitalis. Zwischen Parietale, Squamosum und Frontale bleibt ein dreieckiges Feld dieser Kommissur von Knochen unbedeckt.

Frontale

Der Knochen bedeckt den größten Abschnitt der parietoorbitalen Kommissur sowie den dorsalen Teil der Ala orbitalis, etwa so weit, wie sie unverknöchert ist. Weiter vorn reicht er lateral bis auf das Planum antorbitale der Nasenkapsel herab und verdeckt es zum Teil. Somit wird auch die Fissura orbitonasalis durch ihn verschlossen. Im Bereich der Nasenkapsel überdacht der Knochen den Sinus frontoturbinalis und frontalis. Da die Crista galli sehr niedrig ist, wird sie vom Frontale nicht berührt. Auch das Foramen epiphaniale wird vom Frontale überlagert. Ähnlich wie bei *Dasypus* besitzt der Knochen im Bereich seiner Orbitalfläche einige Foramina venosa.

Nasale

Das Nasale bedeckt den vorderen Abschnitt des Tectum nasi; sein seitlicher Rand wird wie bei *Dasypus* zum geringen Teil vom Praemaxillare und Maxillare verdeckt.

Squamosum

Das Squamosum findet seine Stütze hauptsächlich in der von Processus pseudopercularis und Ohrkapselseitenwand gebildeten Rinne. Caudal reicht es nicht so weit wie bei *Dasypus*; ein Ausläufer auf die hintersten Abschnitte der Ohrkapsel fehlt. Die aus

dem Foramen jugulare spurium austretende Vene durchsetzt den Knochen in kurzem Verlauf; das Foramen postglenoideum liegt weiter caudal als bei *Dasypus*. Die Squama des Knochens verschließt zum größten Teil denjenigen Abschnitt der Fenestra sphenoparietalis, den die Lamina ascendens der Ala temporalis frei läßt. Zwischen dem Bindegewebspolster, das das Squamosum wie jeden anderen Deckknochen umhüllt, und dem Polster, das den Gelenkknorpel des Processus condyloideus (articularis) überzieht, befindet sich im Gegensatz zu *Dasypus* ein regelrecht ausgebildungter Gelenkspalt; im Squamosum selbst fehlt also der Gelenkknorpel.

Zygomaticum

Das flache Knochenband ist stark konvex nach außen gebogen und bildet zusammen mit den Processus zygomatici des Squamosum und des Maxillare den weit lateral ausladenden Jochbogen. Bei *Dasypus* ist der gesamte Orbitotemporalraum durch das aufgewulstete Frontale nach seitlich unten verlagert; bei *Zaedyus*, dessen Cavum cranii im ganzen etwas kleiner erscheint, liegt der Orbitotemporalraum im wesentlichen lateral der Schädelhöhle. Der Jochbogen ist also der am weitesten zur Seite ausladende Teil des Schädels.

Lacrimale

Das Lacrimale hat die gleiche Lage wie bei *Dasypus*. Durch einen scharfen Grat, der morphologisch die Oberkante des Zygomaticum fortsetzt, wird die äußere Oberfläche des Knochens in eine Gesichts- und eine Orbitalfläche geschieden. Der Eingang in den Canalis lacrimonasalis befindet sich in der Mitte dieses Grates.

Septomaxillare

Form und Lage des Knochens gleichen fast völlig der bei *Dasypus*: Er unterlagert also mit einer Pars palatina die Lamina transversalis anterior und wird dort zum Teil vom Praemaxillare verdeckt. Dort, wo das Atrioturbinale sich von der Lamina transversalis löst und sich nach vorn dorsal wendet, legt sich der Knochen mit seinem Processus ascendens medial neben das Atrioturbinale. Da dieses weder eine Spina noch einen Processus anterior besitzt, die bei *Dasypus* vorhanden sind und dort den Knochenfortsatz überlagern, liegt bei *Zaedyus* der Fortsatz frei unter der Nasenschleimhaut. Der Processus ascendens, dessen vordere Spitze als

Processus intrafenestralis bezeichnet wird, legt sich dann wie bei *Dasypus* medial neben die Spina des Marginoturbinal. Auch der Ductus lacrimonasalis hat die gleichen Beziehungen zum Knochen wie bei *Dasypus*: Er kreuzt, von hinten unten lateral unter der Lamina transversalis anterior hervorkommend, unter dem Processus ascendens des Knochens vorbei nach medial und mündet dort in die Schleimhaut. Ein Unterschied zu *Dasypus* besteht: Am vorderen Rand der Lamina transversalis anterior, dort, wo die Lamina palatina in den Processus ascendens übergeht, fehlt ein nach vorn gerichteter Processus trabalis; in diesem Bereich umgreift der Knochen den vorderen Rand der Lamina transversalis wie eine Klammer und schiebt sich mit einem kurzen Ausläufer dorsal über die Lamina. Hier greift der Knochen nach Art einer Ersatzverknöcherung auf die Lamina über (Abb. 7). — Dieses Verhalten des Septomaxillare ist nicht gerade ein ungewöhnlicher Befund; er kann schon bei den Anuren erhoben werden.

Vomer

Die Spitze des Knochens beginnt vorn in dem Gewebe zwischen den Paraseptalknorpeln und der Unterkante des Septum nasi, also im Cavum subseptale, zunächst als gut abgegrenzte Mesenchymverdichtung (Abb. 8), weiter caudal dann auch in Form einzelner in diese Verdichtung eingelagerter Knochensplitter (Abb. 9). Etwa caudal der Fibula reuniens drängt der Knochen die Paraseptalknorpel auseinander und wird also an der Basis des Schädels sichtbar, zunächst allerdings noch verdeckt durch die Processus palatini des Praemaxillare (Abb. 10). Die Paraseptalknorpel werden durch den Vomer im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Dasypus* schon sehr viel weiter vorn, bereits im Gebiet der Fibula reuniens, vom Septum abgedrängt. Zur Anlagerung dieser Knorpel besitzt der Vomer beiderseits eine Rinne. Der Übergang der hinteren Paraseptalknorpel in den Knochen nach Art eines Ersatzknochens (Abb. 12) erfolgt wie bei *Dasypus*. Bezogen auf die Unterkante des Septum nasi erstreckt sich der Vomer genau so weit nach caudal wie bei *Dasypus*, allerdings nicht in Form zweier langer paramedianer Ausläufer, sondern als einheitliche unpaare Knochenmasse. Erst kurz vor dem caudalen Ende teilt er sich in drei kurze Spitzen, zwei längere paramediane sowie eine etwas kürzere unpaare median gelegene (vgl. auch Reinbach, 21). In der caudalen Hälfte besitzt der Vomer in der Mittellinie einen

unpaaren scharfen Grat, der jedoch nicht senkrecht steht, sondern nach links umgebogen ist (Abb. 13 u. 14). Es hat jedoch den Anschein, als sei diese Verbiegung eine Folge des Einbettens nach der Entkalkung; auch die dorsale Aufbiegung der Lamina palatinae von Maxillare und Palatinum scheint darauf zurückzuführen zu sein.

Parasphenoid.

Bezüglich dieses bei den Säugern seltenen Knochens, der bisher nur bei *Galeopithecus* und *Didelphys* gefunden wurde, verweise ich außer auf die Abb. 19, 21, 22 u. 29 auf Reinbach (21), sowie die Abbildungen dort.

Praemaxillare

Der größere Teil des Knochens liegt am vorderen Bereich des Paries nasi; sein vorderer Rand erreicht die Fenestra nasi lateralis nicht. Er ist der Form des Paries nasi angepaßt und daher in seinen lateralen Teilen leicht nach außen konvex geformt. Mit dem vordersten Abschnitt seiner Pars palatina bedeckt er den hinteren Abschnitt der Pars palatina des Septomaxillare. Das Foramen incisivum (man redet besser — wie auch bei *Dasypus* — von einer Incisura incisiva) liegt im Vergleich zu *Dasypus* wesentlich weiter caudal; die Pars reunions, die den Hauptteil des Knochens mit seinem Processus palatinus medialis verbindet, ist also sehr breit. Der eben genannte Fortsatz ist ebenfalls kräftiger ausgebildet als bei *Dasypus* und wird vorn zunächst von der Pars palatina des Praemaxillare unterlagert. Da er jedoch weiter nach caudal reicht als diese, wird sein letzter Ausläufer auch noch von der Pars palatina des Maxillare bedeckt (Abb. 11). Er selbst liegt dabei dicht unter dem Paraseptalknorpel. Die Cartilago ductus nasopalatini — des Ganges also, der durch die Incisura incisiva von der Nasenhöhle zur Mundhöhle zieht — liegt am lateralen Umfang der Inzisur (Abb. 10).

Maxillare

Die wesentlichen Formen des Maxillare sind aus den Abbildungen ersichtlich; es sei lediglich das beschrieben, was aus diesen allein nicht klar hervorgeht. Wie Abb. 29 u. 14 zeigen, läuft die Pars palatina des Knochens hinten lateral in einen spitzen Fortsatz aus, der sich lateral neben das Palatinum legt. Ebenso endet die Pars facialis in einem solchen Fortsatz, der allerdings

kürzer ist. Entfernt man den zwischen den beiden Fortsätzen gelegenen letzten Zahn, so ergibt sich eine ziemlich tiefe Inzisur. Wie bei *Dasypus* schiebt sich zwischen den längeren medialen Fortsatz und die knorpelige Nasenwand, also das Planum antorbitale, das Palatinum mit seinem Corpus, so daß der Fortsatz des Maxillare nicht mit dem Knorpelschädel in Verbindung steht. Noch weiter lateral als diese beiden Fortsätze gelegen ist der Processus zygomaticus. Der Eingang in den Canalis „infra“-orbitalis vom Orbitalraum her liegt im Winkel zwischen Processus zygomaticus und dem großen medialen Fortsatz, also in der Verlängerung des kürzeren lateralen Fortsatzes nach vorn. Im Boden des Kanals befindet sich eine größere Dehiszenz zur Alveole des vorletzten Zahns. — Weiteres über die Gestaltung des vorderen Winkels des Orbitalraums siehe unter Palatinum. —

Es sind sieben Zahnanlagen vorhanden; davon entfallen auf das Maxillare sechs, auf das Praemaxillare eine. Die drei vorderen Anlagen sind verhältnismäßig klein, dann folgen drei größere; die letzte ist wieder kleiner, wenn auch nicht so klein wie die drei vorderen Anlagen, von denen wieder die des Incisivus die kleinste ist. Der untere Rand der Pars facialis des Maxillare deckt die Zahnanlagen von lateral völlig ab; auch die Pars palatina besitzt lateral eine geringe Leiste, die die Alveolen von medial bilden hilft. Die Alveolen selbst sind sehr tief und hängen noch miteinander zusammen. — Das Praemaxillare zeigt keine Alveolenbildung für den Incisivus; es fehlt also sowohl eine Leiste der Pars facialis wie eine solche der Pars palatina. — Die Pars palatina des Maxillare überlagert vorn teilweise den gleichnamigen Teil des Praemaxillare. — Die Nervi palatini durchbrechen nicht nur das Palatinum (s. dort), sondern auch das Maxillare, und zwar in zwei Reihen (Abb. 29).

2. Viscerocranium

Palatinum

In Einzelheiten unterscheidet sich der Knochen wesentlich von demjenigen bei *Dasypus*. Sein Corpus, das wie bei diesem mit seinem vorderen Abschnitt der Unterfläche der Pars posterior der Nasenkapsel anliegt, ist nicht massiv, sondern nur eine dünne Platte (Abb. 14). Von deren Mitte geht die Lamina perpendicularis ab, und an sie schließt sich eine Pars palatina an, die zwar

mit ihren wesentlichen Teilen nach medial ragt, jedoch auch nach lateral eine Leiste entsendet. Diese Leiste tritt in Verbindung mit dem großen medialen Fortsatz des Maxillare (s. dort). Über dieser Leiste entspringt von der Pars perpendicularis zudem noch eine weitere sehr viel dünneres, jedoch weiter nach lateral ragende Leiste, die sich also von medial über den medialen Fortsatz des Maxillare legt. So entsteht zwischen dem lateralen Teil des Corpus, der Pars perpendicularis und dieser Leiste eine nach lateral offene Rinne, in der eine starke Vene und Teile des Nervus palatinus major verlaufen. Weitere Zweige dieses Nerven treten schon weiter caudal durch ein Loch in der Leiste nach ventral und ziehen zwischen Palatinum und Maxillare nach vorn, um dann erst aus diesem Knochen auszutreten. — Erst im caudalen Abschnitt ähnelt das Palatinum demjenigen von *Dasyurus*, indem dort, und zwar hinter dem caudalen der beiden Foramina palatina, die zum Durchtritt für die Äste des Nervus palatinus zum weichen Gaumen dienen, die einzelnen Leisten schwinden und der Knochen eine massive Pars perpendicularis besitzt (Abb. 15). Hier, hinter der Cupula nasi posterior, lagert sich der Knochen nur mit seiner medialen Kante der Schädelbasis an, mit seiner Fläche jedoch dem Processus pterygoideus der Ala temporalis. In diesem hintersten Bereich besitzt der Knochen einen Knorpelkern. — Weiter ist bemerkenswert, daß das Corpus, die Lamina perpendicularis sowie die erwähnte, nach lateral ausladende große Leiste sehr viel weiter oral beginnen als die Pars palatina; diese Teile sind daher von der Pars palatina des Maxillare verdeckt. — Die Cartilago antorbitalis (Abb. 15) liegt etwa in der Querschnittebene des hintersten Foramen palatinum.

Die vordere untere Ecke des Orbitalraums gleicht einem liegenden Trichter, dessen Spitze sich nach vorn mit dem Beginn des Canalis infraorbitalis öffnet. Die laterale Trichterwand ist am vollständigsten ausgebildet, und zwar durch den Processus zygomaticus des Maxillare. Der Boden wird angedeutet durch den lateralen kleinen Fortsatz des Corpus ossis maxillaris, die mediale Wand ist das hier freiliegende Planum antorbitale der Nase, das Dach ist am wenigsten vollständig und wird von dem Teil des Maxillarkörpers gebildet, der an das darüberliegende Lacrimale anschließt. Da jedoch der große mediale Fortsatz des Maxillares dem Planum antorbitale der Nase nicht anliegt, so entsteht zwischen beiden ein Spalt, der nach oben offen ist und unten durch das Palatinum verschlossen wird (Abb. 14). Der Spalt führt in den Halbkanal zwischen den lateralen Lamellen des Palatinum und dient neben Ästen des Nervus palatinus major der bereits erwähnten

großen Vene zum Durchtritt. Die Vene kommt aus den ventralen Teilen des Nasenraumes, wo sie medial neben dem Maxilloturbinale nach hinten verläuft (Abb. 12 und 13).

Pterygoid

Der Knochen ist relativ noch geringer ausgebildet als bei *Dasyurus*. Im ganzen stellt er eine sehr massive, senkrecht stehende Leiste dar, die in der Fluchtlinie der Pars perpendicularis des Palatinum gelegen ist. Seine Anlagerungsfläche für die Schädelbasis ist nach medial nur unwe sentlich verbreitert; so sitzt er ebenso wie das Palatinum nur mit der Kante dieser schmalen Leiste der Basis an. Über dieser Leiste zieht der Nervus vidianus nach vorn (Abb. 19). Der Nerv durchsetzt das Pterygoid also nicht, sondern tritt, immer dicht unter der knorpeligen Schädelbasis bleibend, weiter vorn auf den hinteren Abschnitt der nach medial gerichteten Lamelle des Corpus ossis palatini über, wo er dann alsbald nach vorn lateral zum Ganglion sphenopalatinum zieht. Der Canalis nervi pterygoidei (vidianus) wird also von der Schädelbasis, der Lamina pterygoidea der Ala temporalis sowie vom Corpus des Pterygoid, bzw. weiter vorn von dem des Palatinum gebildet. Das Corpus des Palatinum ist an seiner caudalen Fläche konkav geformt; in diese Pfanne lagert sich das Pterygoid ein. Es besteht im Innern zum großen Teil aus Knorpel (s. S. 102), der auch an der ventralen und caudalen Oberfläche zutage tritt (Abb. 29).

Tympanicum

Die Neigung des Tympanalrings ist die gleiche wie bei *Dasyurus*; eine ausgesprochene Konvergenz dieser Neigungsebene zur Medianlinie liegt nicht vor. Die Anlagerung an den Meckelschen Knorpel bietet keine Besonderheiten. Das caudale Ende des Rings steigt dicht vor dem Processus paracondylieus auf. Alle weiteren Einzelheiten sind, soweit sie nicht schon auf S. 107 ff. besprochen sind, aus den Abbildungen, besonders aus Abb. 22, zu ersehen.

Goniale

Das Goniale ist, wenngleich relativ nicht ganz so ausgedehnt wie bei *Dasyurus*, so doch gut ausgebildet vorhanden. Es besitzt an typischer Stelle sein Foramen pro chorda tympani. In gleicher Weise wie bei *Dasyurus* ist der Deckknochen caudal mit dem Capitulum mallei durch Ersatzknochen verbunden (Gonioarticulare). Zudem deutet, wenn auch nicht so ausgeprägt wie bei *Da-*

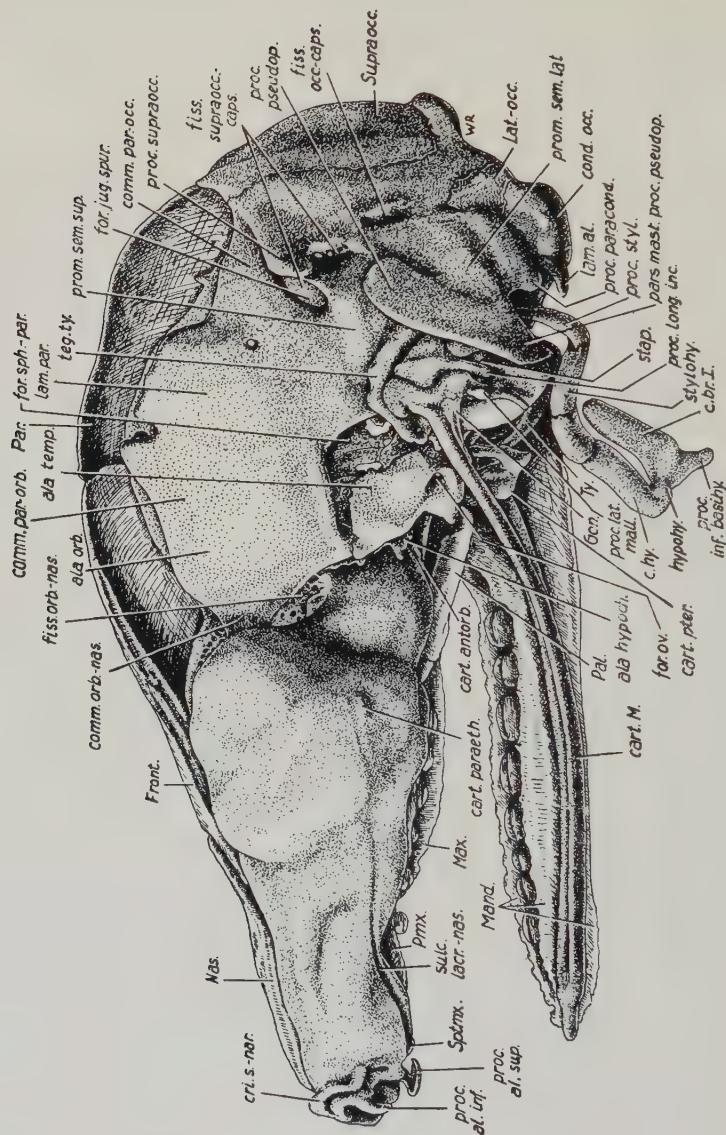


Abb. 27. *Zaedyus minutus*, 65 mm Sch.-St. — Modell des Primordialcraniums von der linken Seite. Modell 20 : 1, hier 6 : 1. — Deckknochen mit Ausnahme des Septomaxillare und des Goniale links entfernt. — Knorpel punktiert. Deckknochen gestrichelt

sypus, ein weiterer Verkalkungsherd im Capitulum mallei das Entstehen einer isolierten Ersatzverknöcherung (Articulare) an.

Mandibula

Der Knochen ist gegenüber demjenigen von *Dasyurus* als plump zu bezeichnen, zudem bestehen einige charakteristische Form-

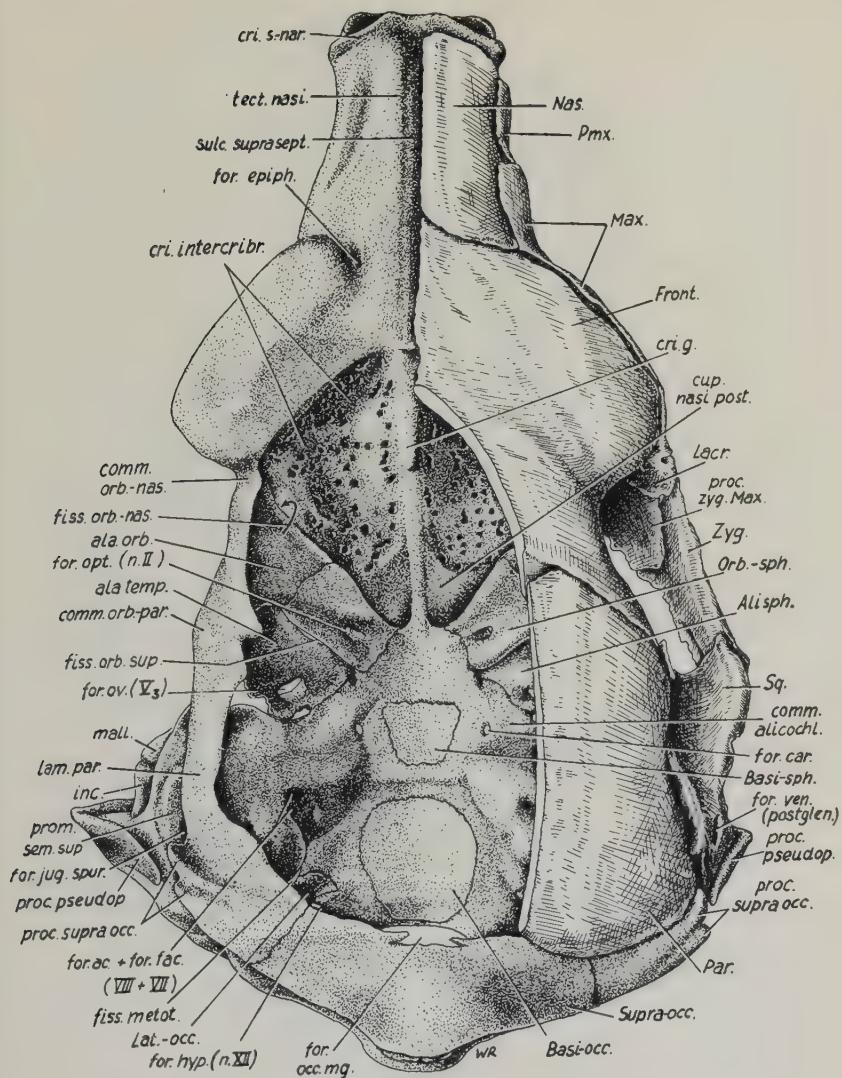


Abb. 28. *Zaedyus minutus*. — Das gleiche Modell wie in Abb. 27. Ansicht von dorsal. — Teile des Frontale und Parietale entfernt. — Die Nasenkapsel erscheint wegen ihres Abfalls nach vorn ventral etwas verkürzt. — 6:1

unterschiede. Bei *Dasyurus* ist der Processus articularis (condyloideus) genau genommen das caudale Ende des Corpus mandibulae; auch der Gelenkknorpel liegt nicht sehr viel höher als die Oberkante des Corpus. — Bei *Zaedyus* erhebt sich kurz vor dem caudalen Ende des Corpus, also dem Angulus mandibulae,

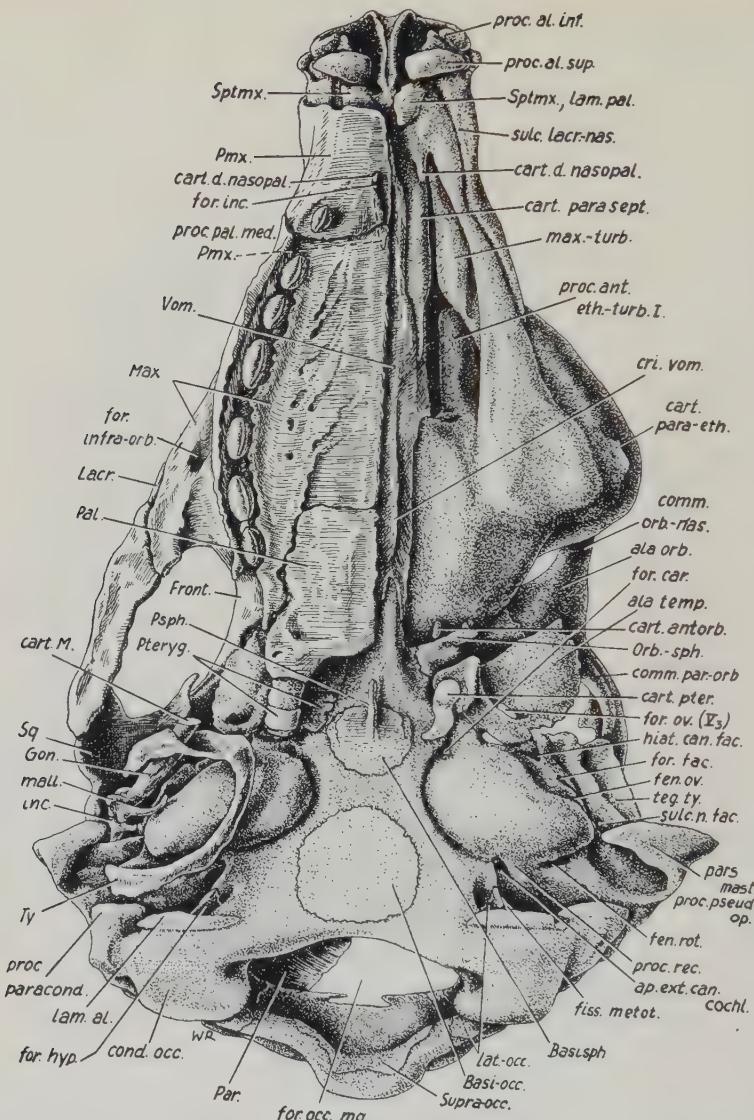


Abb. 29. *Zaedyus minutus*. — Das gleiche Modell wie in den vorhergehenden Abbildungen. Ansicht von ventral. — Gehörknöchelchen links entfernt, desgleichen der gesamte Meckelsche Knorpel; Sepomaxillare links mitmodelliert. — 6:1

ein sehr hoher Ramus mandibulae, der — wie auch der Angulus — im Innern einen starken Knorpelkern enthält. Dieser Knorpelkern steigt im Ramus schräg nach hinten aufwärts und endet als Gelenkknorpel im etwas rückwärts gebogenen Processus articu-

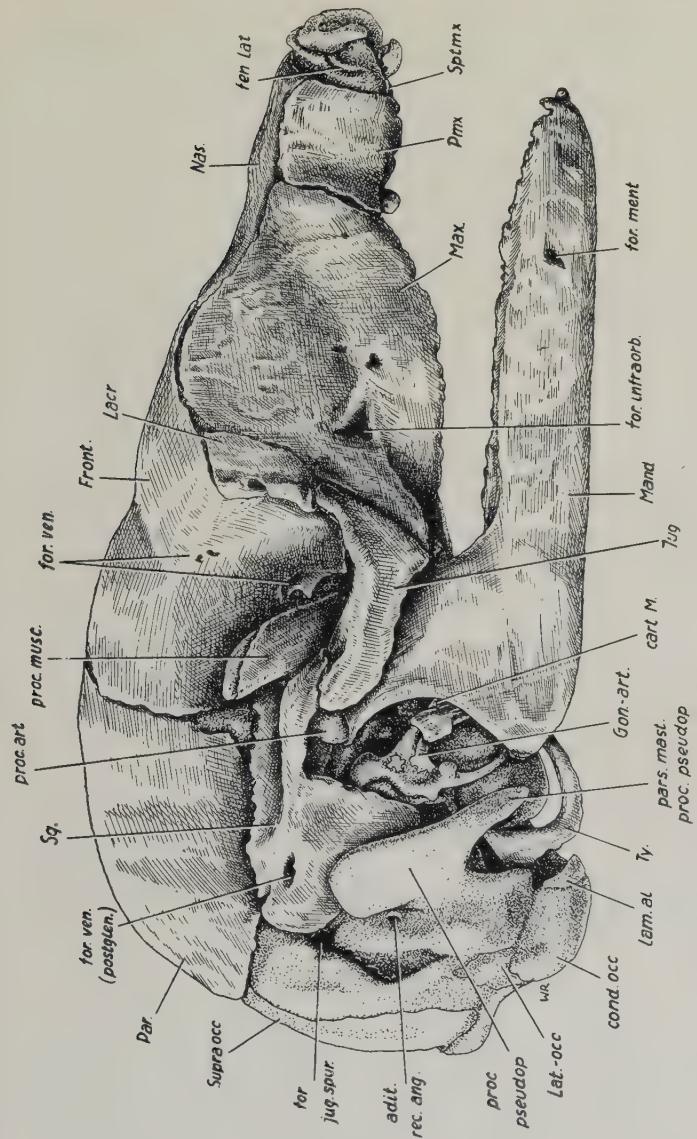


Abb 30. *Zaedyus minutus*. — Das gleiche Modell wie in den vorhergehenden Abbildungen. Ansicht von rechts; Deckknochen.
2. Visceralbogen entfernt. — 6 : 1

laris. Von diesem Gelenkfortsatz, der, je höher er aufsteigt, um so mehr an Breite gewinnt, erhebt sich an dessen Vorderseite der steil aufragende Processus muscularis (coronoideus). Er ist blattdünn und überragt den Processus articularis zwar beträchtlich an Höhe, überlagert ihn jedoch nicht wie bei *Dasyus*, sondern liegt durchaus oral vor ihm. Auch er enthält einen — wenn auch ge-

ringeren — Knorpelkern, der an der Spitze des Fortsatzes zutage liegt. Sämtliche Knorpelkerne sind derart stark, daß sie den Knochen nach außen aufwulsten und so ihre Lage verraten. — Der Canalis mandibulae, caudal mit dem Foramen mandibulae beginnend, eröffnet sich im Bereich der hinteren drei Zähne nach dorsal breit zu den Alveolen; dann ist er durch eine Knochenschicht von den Alveolen der drei weiter nach vorn folgenden Zähne getrennt, und erst im Bereich der beiden vordersten Zähne bilden die Alveolen zusammen mit dem Mandibularkanal wieder eine gemeinsame Höhle. Oral läuft der Mandibularkanal in einer Hohlrinne aus; das Foramen mentale liegt in einer Querschnittsebene durch den dritten Zahn. Weitere Durchbrüche nach außen besitzt der Kanal nicht. — Die Alveolen sind noch nicht voneinander durch Knochenbrücken geschieden; sie zeichnen sich dadurch aus, daß — ähnlich wie am Oberkiefer — der laterale Alveolenrand erheblich höher ist als der mediale, so hoch, daß die Zahnanlagen in einer Ansicht der Mandibula von lateral nicht zu sehen sind. — Es sind acht Zahnanlagen vorhanden (im Oberkiefer sieben); ähnlich wie dort sind die drei vordersten Zähne klein, die drei darauf folgenden groß, und die beiden letzten von mittlerer Größe. — Der Sulcus primordialis gewinnt vor allem dadurch an Tiefe, daß der untere Rand der Mandibula ventral vom Meckelschen Knorpel ziemlich weit nach medial ragt. — Wie bei *Dasypus* besitzt die Mandibula in ihrer Spitze einen — allerdings dorsal gelegenen — Knorpelkern, der wie dort vom Meckel'schen Knorpel streng getrennt bleibt und an der Spitze des Skeletteils ohne jegliche Knochenumhüllung frei liegt.

Zusammenfassung

Eine kurze Zusammenfassung in einige wenige Sätze ist bei der Art solcher Arbeiten nicht gut möglich; sie soll daher in bewährter Weise in der Form erfolgen, daß hier in kurzen Sätzen die wichtigsten Befunde zusammengetragen sind; daran soll sich dann noch ein kurzer Vergleich mit *Dasypus* anschließen. — Die eingeklammerten Zahlen bedeuten die entsprechenden Seiten im Text.

Regio ethmoidalis

1. Der generelle Aufbau der Nase ist wie bei *Dasypus*: Gut geschieden bestehen eine Pars anterior, lateralis und posterior (81).

2. Die durch die Untersuchung von *Dasypus* gewonnene Einteilung der Pars lateralis in einen Recessus frontalis und maxillaris gilt auch für *Zaedyus* (86).
3. Ebenso unterteilt sich die Pars posterior in einen Recessus frontoturbinalis und ethmoturbinalis (84).
4. Im Recessus ethmoturbinalis liegen 5 Ethmoturbinalia (85).
5. Zwischen Ethmoturbinale I und II sowie zwischen II und III liegt je eine Interturbinale (ethmoidale). (85)
6. Im Recessus frontoturbinalis liegen 2 Frontoturbinalia (85).
7. Vor dem Frontoturbinale I liegt das erste Interturbinale (frontale), zwischen den Frontoturbinalia das zweite, und hinter dem Frontoturbinale II das dritte (85).
8. Die Lamina semicircularis endet in einen Processus uncinatus (86).
9. Ein ausgeprägtes Nasoturbinale ist vorhanden (88).
10. Das Maxilloturbinale endet in einem Processus posterior (90).
11. Das Maxilloturbinale setzt sich nach vorn morphologisch in das un gegliederte Atrioturbinale fort, ist von ihm aber wie bei *Dasypus* durch das Foramen pro nervo palatino laterali geschieden (93).
12. Ein Marginoturbinale mit einer Spina ist vorhanden (93).
13. Ein Septoturbinale ist knorpelig nur schwach angedeutet, als Bindegewebspolster jedoch gut ausgeprägt (98).
14. Der Vorderrand des Tectum nasi (Cupula nasi anterior) zeigt eine Crista supranarialis (81).
15. Ein Foramen epiphaniale ist vorhanden (81, 88).
16. Die Crista galli ist nur schwach ausgeprägt (121).
17. Am Rand der Fenestra narina setzt ein Processus alaris superior wie inferior an (94—97).
18. Eine Fenestra nasi lateralis ist vorhanden (97).
19. Die Cartilago antorbitalis besteht in der Einzahl (82.)
20. Es lässt sich die Andeutung einer Cartilago paraethmoidalis nachweisen (82).
21. Eine rudimentäre Cartilago paraseptalis posterior setzt sich nach Art eines Ersatzknochens in den Vomer fort (83, 123).
22. Durch eine breite Lamina transversalis anterior entsteht eine ausgeprägte Zona anularis (90).
23. Neben dem Übergang der Lamina transversalis anterior in den vorderen Paraseptalknorpel ragt von der Lamina eine kurze Cartilago ductus nasopalatini nach caudal (91).
24. Die Cartilagines paraseptales anteriores verschmelzen vorn sowohl miteinander als auch mit dem darüber gelegenen Unterrand des Septum nasi und bilden so dessen vordersten, ventral tiefer herabragenden Teil (90).
25. Die vorderen Paraseptalknorpel besitzen eine gut ausgebildete Fibula reunions (outer bar) — (91).
26. Die Fenestra basalis klafft sehr weit (83).

Regio orbitotemporalis

27. Die Fossa hypophyseos sowie die Crista transversa sind nur sehr schwach ausgeprägt (98).
28. Ein Planum supraseptale fehlt (99).
29. Eine Ala hypochiasmatica ist vorhanden (98).
30. Der M. obliquus sup. sowie der M. levator palpebrae sup. entspringen nicht wie die anderen Augenmuskeln an der Ala hypochiasmatica, sondern am Planum antorbitale. Die Ausläufer der Sehnen lassen sich bis zur Cartilago antorbitalis verfolgen (98).
31. Die Ala temporalis besitzt einen ausgeprägten Processus pterygoideus und als einziges Loch das Foramen ovale (V_3) — (99).
32. Die Existenz eines Foramen alisphenoideum ist fraglich (101).
33. Es besteht eine breite Commissura alicochlearis (100).
34. Die Commissura parietoorbitalis ist außerordentlich breit (99).
35. „Restknorpel“ (Voit) sind nicht vorhanden.
36. Die Ersatzknochen sind das Basisphenoid, das Orbitosphenoid und das Alisphenoid (101).

Regio otica

37. Die Basalplatte ist außerordentlich breit (103).
38. Eine Fissura basicapsularis fehlt (103).
39. Die Ohrkapseln liegen mit ihrem vorderen Pol niedrig und divergieren infolge der Breite der Basalplatte stark nach caudal (104).
40. Der Recessus angularis hat sowohl an der Außen- wie an der Innenseite des Craniums je einen Zugang (104).
41. Eine Fossa subarcuata fehlt (104).
42. Die vier Foramina acustica (Foramen sup., inf., singul., ant.) und das Foramen faciale liegen dicht zusammen in einem Meatus acusticus internus (105).
43. Der in der *Dasyurus*-Arbeit als „Processus opercularis“ bezeichnete Fortsatz wird dem so benannten Fortsatz der Insectivoren als nicht homolog erkannt und daher als „Processus pseudoperacularis“ bezeichnet (110).
44. Der untere Abschnitt des Proc. pseudoperacularis entspricht einem Proc. mastoideus (112).
45. Das Tegmen tympani ist gut ausgeprägt und hängt mit einer ausgedehnten Commissura suprafacialis zusammen (105, 113).
46. Das Cavum supracochleare ist ein fast vollständig geschlossener Raum mit gut ausgeprägtem Hiatus canalis facialis (113).
47. Ein Sulcus manubrii mallei fehlt (113).
48. Die Lamina parietalis ist sehr ausgedehnt und reicht mit ihrem Ursprung wesentlich weiter nach vorn als bei *Dasyurus* (113).
49. Die Crista parotica verdeckt die Fossa musculi stapedii nicht und läuft in einen Knorpelvorsprung aus, der als Rest des ursprünglichen Ansatzes des Proc. styloides erkannt wird (106, 107).

50. Der Proc. styloides heftet sich am Cranium mittels einer geilenkigen Verbindung an, und zwar atypisch hinter dem Ursprung des M. stapedius, unter dem lateralen Bogengang (106).
51. Nervus facialis und Chorda tympani treten vor dem Proc. styloides nach außen (106, 107).
52. Es besteht ein kräftiger Processus recessus (113).
53. Die Membrana tympani secundaria liegt in der Tiefe der Fossula fenestrae rotundae Frick (114).
54. Die Crista intervestibularis ist nicht durch die Fossa musculi stapedii bedingt (114).
55. Ein Septum metacochleare ist vorhanden (113).
56. Ein Entotympanicum fehlt (102).
57. „Restknorpel“ (Voit) fehlen.

Regio occipitalis

58. Auch in dieser Region ist die Basalplatte sehr breit (115).
59. Es besteht ein einheitliches Foramen hypoglossi (115).
60. Eine schmale Lamina alaris ist vorhanden (115).
61. Gesondert von der Lamina alaris besteht ein Processus paracondylicus (115).
62. Lamina alaris und Proc. paracondylicus begrenzen zusammen den Recessus supraalaris (115).
63. Die Fissura supra-occipitocapsularis ist zweigeteilt; der vordere Abschnitt ist das Foramen jugulare spurium (117).
64. Es wird vorgeschlagen, den das Foramen jugulare spurium z. T. verdeckenden Fortsatz (Proc. opercularis Fawcett, De Beer), der dem Proc. opercularis der Insectivoren nicht homolog ist, als Processus exo-occipitalis zu bezeichnen (117).
65. Eine einzige Ebene durch das Foramen occipitale magnum wird dessen Verhältnissen nicht gerecht; besser ist eine Unterteilung in zwei Ebenen, die zueinander in einem Winkel von etwa 60° stehen (117).
66. Ein Tectum synoticum fehlt (118).
67. Die Gelenkhöhlen der Atlanto-occipital-Gelenke stehen vor dem Foramen occipitale magnum miteinander in Verbindung (119).
68. Die Ersatzknochen sind das Basi-occipitale, das Latero-occipitale und das Supra-occipitale (118).

Visceralskelett

69. Die Gehörknöchelchen zeigen eine beträchtliche Größe (120).
70. Der Malleus besitzt einen Processus lateralis; sein Processus anterior (folianus) zeigt schräg nach vorn abwärts. Als Ersatzknochen ist das Articulare, als Mischknochen das Gonio-articulare vorhanden (119).
71. Eine Cartilago Paauw in der Sehne des M. stapedius ist nicht vorhanden (119).
72. Das Stylohyale zeigt eine Ersatzverknöcherung (120); über seinen Ansatz am Cranium als Proc. styloides siehe unter 50.

Deckknochen

73. Ein Interparietale fehlt (121).
74. Das Parietale hängt nicht mit dem Supraoccipitale zusammen (121).
75. Das Squamosum besitzt keinen Gelenkknorpel, wohl aber ist zwischen ihm und dem Proc. articularis der Mandibula ein regelrechtes Gelenk ausgebildet (122).
76. Ein Septomaxillare ist vorhanden; es hängt durch Ersatzknochen mit der Lamina transversalis anterior zusammen (122).
77. Ein (echtes) Parasphenoid ist vorhanden; es hängt caudal mit dem Basisphenoid zusammen (124).
78. Das Praemaxillare besitzt einen Dens incisivus (124).
79. Das Maxillare besitzt 6 Zahnanlagen (125).
80. Der Canalis vidianus durchsetzt das Pterygoid nicht; der Knochen bildet nur den Boden des Kanals (127).
81. Das Pterygoid besitzt einen ausgedehnten Knorpelkern; dieser hängt mit dem Knorpel der Ala temporalis nicht zusammen (127, 99, 102).
82. Das Goniale besitzt ein Foramen pro chorda tympani (127).
83. Die Mandibula besitzt 8 Zahnanlagen (132).

Vergleich zwischen *Zaedyus* und *Dasypus*

Bei einem Vergleich von Merkmalen am Cranium von *Zaedyus* und *Dasypus* ist zunächst in Betracht zu ziehen, daß nicht genügend Stadien vorliegen, um alle Einzelheiten mit Sicherheit beurteilen zu können. — Das hier untersuchte Stadium von *Zaedyus* steht etwa zwischen dem jüngeren und dem älteren der von mir untersuchten *Dasypus*-Exemplare, darum hat ein Vergleich immerhin doch seine Berechtigung. Gleichwohl können durch eine Untersuchung späterer Stadien von *Zaedyus* Unterschiede, die auf Grund dieser Untersuchung zu bestehen scheinen, schwinden; es ist zu bedenken, daß gemeinsame Merkmale wohl vorhanden sein können, nicht aber unbedingt synchron auftauchen oder verschwinden müssen.

Im ganzen macht das Cranium von *Zaedyus* einen gedrungeneneren Eindruck als das von *Dasypus*; es ist nicht nur relativ breiter, sondern auch in seinen einzelnen Teilen plumper. — Schon die Nasenkapsel ist, im wesentlichen auf Grund der Größe der Pars lateralis, sehr viel breiter, dazu noch relativ kürzer als bei *Dasypus*, und obwohl das Cavum cranii bei *Zaedyus* im ganzen ein geringeres Fassungsvermögen zu haben scheint, ist der Schädel doch sowohl in der Orbitotemporal- wie in der Otical-region breiter. Das beruht einmal auf der durchaus seitlichen Position der Orbitotemporalgrube, zum anderen auf dem Vorhandensein des Processus pseudopercularis. Aber auch das Teg-

men tympani sowie die Gehörknöchelchen liegen viel weiter lateral als bei *Dasypus*. Das *Dasypus*-cranium gleicht im ganzen einem einzigen schlanken Keil; das *Zaedyus*-cranium gleicht eher zwei hintereinander gefügten Keilen, dem der Nase und dem des Cavum cranii.

Trotz dieser Formverschiedenheiten ist der generelle Aufbau der Nase bei den beiden Genera aus den verschiedenen Tribus gleich, wenn auch *Dasypus* in seiner gestreckten Nase mehr Ethmo- und Frontoturbinalia besitzt als *Zaedyus*. — Beide besitzen eine Crista supranarialis und den bei den meisten Säugern vor kommenden Processus alaris superior ebenso wie die Fenestra lateralis. Auch die Differenzierung des Naseneingangs in ein Margino- und Atrio-turbinale ist gemeinsam; allerdings ist das Atriotorbinale bei *Zaedyus* einfacher gebaut. — Beide besitzen — als wichtiges Kennzeichen — ein Septomaxillare, ebenso ist die gut ausgebildete Lamina transversalis anterior wohl als gemeinsames Kennzeichen zu werten. — Wenn auch das Vorkommen der Fibula reuniens am vorderen Paraseptalknorpel nicht gerade sel ten ist, so ist ihr Vorkommen doch immerhin festzustellen. Ein — zwar schwach ausgebildetes — Septoturbinale ist ebenfalls beiden gemeinsam, und schließlich ist das Foramen epiphaniale erwähnenswert, ebenso wie das Vorkommen der Cartilagines paraethmoidales und antorbitales. Beiden Genera fehlen die Processus maxillares, und die Ausbildung der Lamina transversalis posterior zeigt ebenfalls keine Unterschiede. — Strukturen, die bei *Zaedyus* vorhanden sind, bei *Dasypus* jedoch fehlen, sind: Ein Processus uncinatus an der Lamina semicircularis, ein Processus posterior am Maxilloturbinale, eine Cartilago ductus nasopalatini sowie ein Processus alaris inferior. Umgekehrt besitzt *Dasypus* im Gegensatz zu *Zaedyus* eine differenzierte Crista galli sowie eine Spina anterior und posterior an der Lamina infraconchalis.

In der Orbitotemporalregion ist bei beiden Genera die flache Hypophysengrube kennzeichnend, wie auch das Fehlen einer ausgesprochenen Crista transversa. Eine Ala hypochiasmatica findet sich bei beiden Tieren; auch der Ansatz der Augenmuskeln stimmt wohl im wesentlichen überein. Ebenso findet sich kein genereller Unterschied im Aufbau der Ala temporalis, die in beiden Fällen mit der Ohrkapsel durch eine wohl ausgebildete Commissura alicochlearis verbunden ist. — Allein besitzt *Dasypus* ein Planum supraseptale sowie Restknorpel der ehemaligen Schädel-

seitenwand. Im übrigen ist die Region bei beiden Genera sonst auffallend gleich; bemerkenswert ist vor allem die Umgürtung des Hirns durch außerordentlich breite Alae orbitales und parietales sowie deren ebenso breite Kommissuren.

Die *Regio otica* zeigt stärkere Unterschiede: Zunächst ist auf die unterschiedliche Lage der Ohrkapseln sowie auf das bei *Dasypus* schmale, bei *Zaedyus* recht breite Planum basale hinzuweisen. Immerhin gleichen sich die Ohrkapseln selbst noch verhältnismäßig stark: Fossae subarcuatae in der Massa angularis fehlen; statt dessen liegt in beiden Fällen ein Recessus angularis vor. Auch die Zahl der Foramina acustica stimmt überein, wenngleich ihre Lage verschieden ist. Ebenso ist das völlige Fehlen einer Grube für den Ursprung des *M. tensor tympani* beiden Exemplaren zu eigen. Weiter zeigt der innere Aufbau der Ohrkapseln keine grundsätzlichen Unterschiede, wie auch ein Processus recessus in guter Ausbildung in beiden Fällen zu verzeichnen ist. — Damit sind jedoch die Gemeinsamkeiten im wesentlichen erschöpft; *Dasypus* besitzt eine Fissura basicapsularis, die bei *Zaedyus* fehlt. — Die am meisten ins Gewicht fallenden Unterschiede zeigen sich an der Außenseite der Ohrkapseln: Bei *Dasypus* ist die Fossa musculi stapedii tief, bei *Zaedyus* sehr flach. *Dasypus* besitzt an der Außenseite der Pars cochlearis einen Sulcus manubrii mallei, der bei *Zaedyus* fehlt. — Als außergewöhnlich, und für die Säuger zum ersten Mal aufgezeigt, ist bei *Zaedyus* der Processus pseudopercularis sowie der verlagerte Ansatz des Processus styloides zu bezeichnen. — Ob die Verlagerung im Zusammenhang mit der Bildung des Processus pseudopercularis steht, und wann und wie sich dieser Fortsatz anlegt, kann nur eine Untersuchung früherer Stadien aufklären; der andersartige Verlauf des Nervus facialis ist nur eine Folge der Verlagerung des Processus styloides. — *Dasypus* zeigt dazu keine Parallelen, sondern verhält sich hier wie die meisten Säuger.

In der *Occipitalregion* sind als gemeinsamer Besitz das Foramen jugulare spurium sowie die unter sich zusammenhängenden Gelenkhöhlen der Atlanto-occipitalgelenke zu verzeichnen. — Gegenüber *Dasypus* besitzt *Zaedyus* einen Processus paracondylicus sowie eine Lamina alaris.

Erwähnenswerte Gemeinsamkeiten im Bereich der Deckknochen sind: Zum einen das Vorhandensein des Goniale, das in

beiden Fällen ein Foramen pro chorda tympani besitzt, zum anderen das bereits erwähnte Vorkommen des Septomaxillare. Bei beiden Genera fehlt ein Interparietale. Im Gegensatz zu *Dasypus* besitzt *Zaedyus* ein regelrechtes Squamosodentalgelenk (wenn auch Gelenkknorpel im Squamosum fehlt), und zudem an der Schädelbasis ein — äußerst seltenes — Parasphenoid. Das Praemaxillare unterscheidet sich von dem bei *Dasypus* durch den Besitz eines Dens incisivus, und schließlich ist der Verlauf des Canalis vidianus im Verhältnis zum Pterygoid bei beiden Spezies verschieden. — Die verschieden gelagerte Orbitotemporalgrube hat in der Form sehr unterschiedlich gestaltete Mandibeln zur Folge; bei *Dasypus* mit seiner ventrolateral gelegenen Grube und seinem verhältnismäßig tief (ventral) gelegenen Kiefergelenk fehlt praktisch ein Ramus mandibulae sowie ein ausgesprochener Processus articularis. Diese beiden Teile sind bei *Zaedyus* im Gegensatz dazu besonders gut ausgeprägt, da aus der mehr dorsolateralen Lage der Grube auch ein höher (dorsal) gelegenes Kiefergelenk resultiert. Es ist dies offenbar eine Eigenheit des gesamten Tribus, denn *Euphractus (sexcinctus)* verhält sich hier genau wie *Zaedyus*. — Der Tribus der Priodontini ähnelt in diesen Charakteren viel mehr dem der Euphractini.

Im Gebiet des *Visceralskeletts* sind bei beiden Spezies die Gehörknöchelchen auffallend groß. Der Malleus ist in beiden Fällen verschieden geformt; eine *Cartilago Paauw* kommt nur bei *Dasypus* vor. — Auch ein *Entotympanicum* fehlt bei *Zaedyus*, eine Tatsache, die meine Ansicht verstärkt, daß dieses Gebilde, wenn es bei den Gürteltieren überhaupt vorkommt, dann wohl immer aus dem 2. *Visceralbogen* abstammt. Gerade dieser zeigt in dem kritischen Gebiet ein abweichendes Verhalten, das die Bildung des *Entotympanicum* unter Umständen verhindern könnte. — Einen Verknöcherungsherd im Stylohyale wie *Zaedyus* besitzt *Dasypus* auf den bisher untersuchten Stadien nicht.

Dem Vergleich, den Schneider (25) zwischen *Dasypus* und *Bradypus* gezogen hat, ist nur wenig hinzuzufügen; es mag aus den obenstehenden Ausführungen entnommen werden. — Einen Vergleich der *Cingulata* und *Pilosa*, eventuell unter Einschluß von *Manis*, mit den Insectivoren zu ziehen, halte ich, solange nicht mehr Untersuchungsgut über die Edentaten vorliegt, für wenig

fruchtbringend. Das bedeutet nicht, daß nicht über morphologische Einzelheiten diskutiert werden könnte, und solche Einzelheiten zunächst aufzudecken, war das Ziel der vorliegenden Arbeit.

Schrifttum

1. De Beer, G. R.: The development of the skull of the shrew. *Philos. Trans. R. Soc., London, Ser. B.* **217** (1929).
2. Bhaskar, S. N.: Growth pattern of the rat mandible from 13 days insemination age to 30 days after birth. *Amer. J. Anat.* **92** (1953).
3. Cords, E.: Über das Primordialcranium von *Perameles spec.?*, unter Berücksichtigung der Deckknochen. *Anat. H.* **52** (1915).
4. Fawcett, E.: The primordial cranium of *Microtus amphibius* (water rat), as determined by sections and a model of the 25-mm stage. With comparative remarks. *J. Anat. (Brit.)* **51** (1917) (a).
5. Ders.: The primordial cranium of *Erinaceus europaeus*. *J. Anat. (Brit.)* **51** (1917) (b).
6. Ders.: The primordial cranium of *Miniopterus schreibersi* at the 17-mm total length stage. *J. Anat. (Brit.)* **53** (1918) (a).
7. Ders.: The os septomaxillare of *Tatusia novemcincta*. *J. Anat. (Brit.)* **53** (1918) (b).
8. Ders.: The primordial cranium of *Tatusia novemcincta* as determined by sections and models of 12-mm and 17-mm C. R. length. *J. Anat. (Brit.)* **55** (1921).
9. Fischer, E.: Das Primordialcranium von *Talpa europaea*. *Anat. H.* **17** (1901).
10. Frick, H.: Über die Aufteilung des Foramen perilymphaticum in der Ontogenese der Säugetiere. *Z. Anat. Entwgesch.* **116**, 1952 (b).
11. Ders.: Die Entwicklung und Morphologie des Chondrokrans von *Myotis* Kaup., Stuttgart, Thieme (1954).
12. Fuchs, H.: Über einen Rest des Parasphenoids bei einem rezenten Säugetiere. *Anat. Anz.* **32** (1908).
13. Ders.: Über das Septomaxillare eines rezenten Säugetieres (*Dasyurus*). *Anat. Anz.* **38** (1911).
14. Gaupp, E.: Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. *Anat. H.* **14** (1900).
15. Ders.: Das Hyobranchialskelet der Wirbeltiere. *Erg. Anat.* **14** (1905) (c).
16. Ders.: Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*. Semon, Zool. Forsch.-Reisen III, 2 in: Jena. Denkschr. VI, 2 (1908).
17. Van Kampen, P. N.: Die Tympanalgegend des Säugetierschädelns. *Morph. Jb.* **34** (1905).
18. Van der Klaauw, C. J., Over de ontwikkeling van de tympanaalstreek bij eenige zoogdieren. Ndld. Tschr. Geneesk. **68** (1924), 2. Hälfte, No. 15.
19. Lindahl, P. E.: Über die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Procavia capensis* Pall. *Acta zool.* **29** (1948).
20. Noordenbos, W.: Über die Entwicklung des Chondrocraniums der Säugetiere. Petrus Camper, Deel 3 (1905).
21. Reinbach, W.: Über einen Rest des Parasphenoids bei einem rezenten Säugetier. *Z. Morph. u. Anthropol.* **43** (1951).
22. Ders.: Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasyurus novemcinctus* Linné (*Tatusia novemcincta* Lesson) I. *Z. Morph. u. Anthropol.* **44** (1952) (b).
23. Ders.: Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasyurus novemcinctus* Linné (*Tatusia novemcincta* Lesson) II. *Z. Morph. u. Anthropol.*

- 45 (1952) (c). 24. Roux, G. H.: The cranial development of certain Ethiopian „Insectivores“ and its bearing on the mutual affinities of the group. *Acta zool.* **28** (1947). 25. Schneider, R.: Zur Entwicklung des Chondrocraniums des Genus *Bradypus*. *Morph. Jb.* **95** (1955). 26. Simpson, G. G.: Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution (Deutsch von G. Heberer), Göttingen, Musterschmidt (1951). 27. Ders.: The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. amer. Mus. Nat. Hist.* **85** (1945). 28. Ders.: History of fauna of Latin America. *Amer. Scient.* **38** (1950) 3. 29. Starck, D.: Zur Morphologie des Primordialcraniums von *Manis javanica* Desm. *Morph. Jb.* **86** (1941). 30. Sturm, H.: Die Entwicklung des praecerebralen Nasenskeletts beim Schwein (*Sus scrofa domestica*) und beim Rind (*Bos taurus*). *Z. wiss. Zool.* **14** 9(1937). 31. Toeplitz, Ch.: Bau und Entwicklung des Knorpelschädels von *Didelphis marsupialis*. *Zoologica* **27** (1920). 32. Voit, M.: Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädelns. *Anat. H.* **38** (1909).

(Aus dem Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität
 Frankfurt am Main)
 (Dir. Prof. Dr. med. Dietrich Starck)

Zur Darstellung der Gesamtlipoide an Pflügerschen Schläuchen und Oozyten im Hundeovar¹

Von

R. Ortmann

Mit 6 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 17. Juli 1954)

Die erste Lipoideinlagerung in die wachsende Säger-Eizelle erfolgt nach den Angaben von van der Stricht (1923) in einem Stadium, das eine deutliche Mitochondrianhäufung zur Bildung einer Dotterbildungszone (*couche vitellogène*) erkennen lässt. Loyez (1906), van Durme (1914) und Konopacka (1933) sehen bei der Entwicklung des Hühnereies ebenfalls erst eine deutliche Fetteinlagerung bei exzentrisch liegendem Kern, d. h. wenn die Dotterbildungszone in voller Ausbildung begriffen ist. Andere Autoren wie Hill (1939), Brachet (1935), da Costa (1948) sowie auch Aykroyd (1938) beginnen die Schilderung der Ovogenese erst mit dem Stadium der Dotterbildungszone. Mit fortschreitender Auflösung der vitellogenenen Zone wird nach übereinstimmenden Angaben der Autoren bei Vögeln und Säugern die Fettanreicherung in der wachsenden Eizelle immer deutlicher. Diesen Angaben schließen sich auch die zusammenfassenden Darstellungen von Boyd, Hamilton u. Moosmann (1944), Brachet (1947) und Nelsen (1953) an. Eine frühere Einlagerung von Lipoidsubstanzen ist offenbar bisher noch nicht beobachtet worden, wenn man nicht den sog. Golgiapparat mit in Betracht ziehen will. Da dieser und die Golgikörper nur auf Grund ihres Lipidgehaltes darstellbar sind, muß ihr Verhalten

¹ Ausgeführt mit Hilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

hier berücksichtigt werden, obgleich sowohl ihre Abgrenzbarkeit wie auch ihre funktionelle Bedeutung als äußerst problematisch zu bezeichnen sind. Mit dem Golgiapparat der Hühnereizelle beschäftigt sich besonders Sluiter (1940), während Weiner (1926) und Gresson (1934) an der Säugereizelle arbeiten. Bei Gresson findet sich auch eine Literaturübersicht älterer Arbeiten. Zu den dort vorliegenden Befunden ist festzuhalten, daß die angewandten Methoden keine Aussage über die chemische Natur der dargestellten Strukturen gestatten, daß sich verschiedene Substanzen unter dem gleichen Bilde darstellen können (Sluiter 1940) und daß auch das Strukturbild weitgehend von der verwandten Methode abhängig ist (Weiner, Gresson). Obwohl über die chemische Zusammensetzung des Dotters eine Reihe von Angaben vorliegen (Needham 1931), ist die Eizellbildung und Dotterproduktion histochromisch bezüglich der Fettstoffe noch nicht untersucht. Denn weder die verschiedenen Golgimethoden noch die Fettdarstellungen mit Sudan III oder IV, noch diejenige nach Ciaccio sind nach neueren Ergebnissen (Baker 1946, Cain 1950, Lennert und Weitzel 1952) als spezifisch anzuerkennen. Als Methode für die Darstellung der Gesamtlipoide ist die Färbung mit Sudanschwarz B am Gefrierschnitt allgemein anerkannt. Als Anfang einer Bearbeitung des Objektes mit spezifischen Methoden wird daher folgender Befund mitgeteilt.

Material

Das Ovar einer 21 Monate alten Hündin, lebensfrisch in Kalium-Dichromat + Formol + Eisessig 24 h fixiert, drei Tage nachchromiert und in Gelatine geschnitten (6μ). Färbung: Sudanschwarz B, Hämatoxylin nach Held.

Befund

Unter dem $10-12 \mu$ dicken Keimepithel finden sich über die gesamte Oberfläche des Ovars gleichmäßig verteilte Pflügersche Schläuche, deren reiche Ausbildung nach Harrison u. H. Matthews (1950) gerade für die Carnivoren so charakteristisch ist. Ungefähr $100-120 \mu$ in das Stroma ovarii eingesenkt erscheinen sie teils mit einem Lumen, teils als solide mehrschichtige Zellstränge. Viele Zellen dieser Pflüger'schen Schläuche, und zwar die der Ovaroberfläche abgewandten, weisen schon bei schwacher Vergrößerung eine deutliche Lipoideinlagerung auf (Abb. 1). Bei

der Untersuchung mit der Oelimmersion ergibt sich, daß diese Zellen in ihrem basalen Teil unter dem Kern Lipoidbläschen von der Größe zwischen 1 und 2 μ enthalten (Abb. 2). Der Reichtum der einzelnen Zellen an derartigen Gebilden ist sehr unterschied-

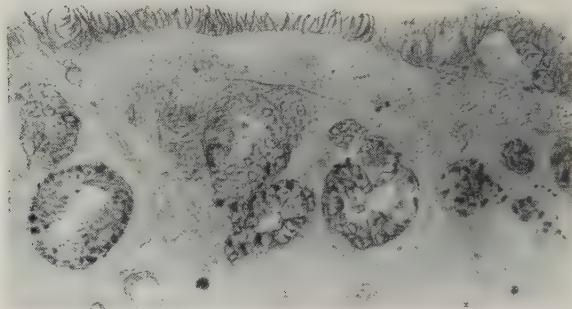


Abb. 1. Keimepithel und Pflügersche Schläuche. Hund 21 Monate.
Gelatine-Gefrierschnitt. Sudanschwarz B. 200fach

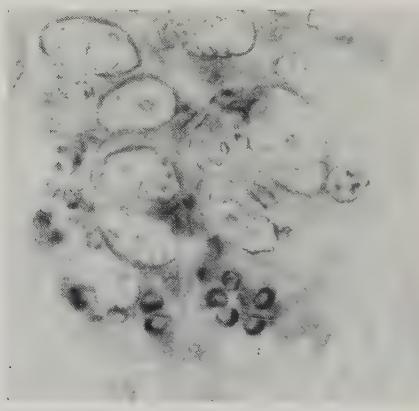


Abb. 2. Lipoideinlagerung in den basalen Zellen
eines Pflügerschen Schlauches. Hund 21 Monate.
Gelatine-Gefrierschnitt. Sudan-schwarz B. 1500fach

lich und variiert zwischen 3 und 8. Die Bläschen weisen in der Sudanschwarzfärbung deutlich ein helleres Zentrum auf und imponieren daher auf den ersten Blick als dunkle Ringe, die bald mehr von der Fläche, bald von der Kante her gesehen sind. Nicht alle Zellen eines Pflüger'schen Schlauches enthalten derartiges Lipoidmaterial. Im allgemeinen sind die Außenzellen am Grunde der Einsenkung besonders reich. Einige Schläuche sind völlig frei.

Immer fehlt jede Lipoideinlagerung in den Zellen des gesamten Keimepithels und im Bindegewebe unter diesem und zwischen den jungen Oozyten. Ordnet man bei der Betrachtung die Eizellen nach der Größe — in der Annahme, daß der größeren Zell- und

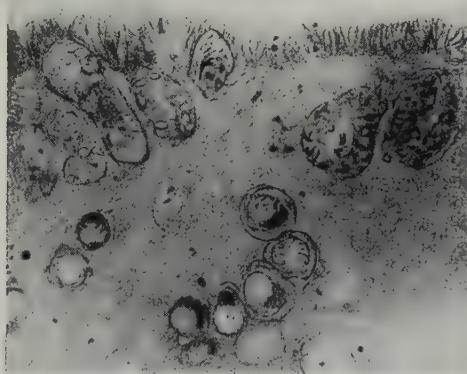


Abb. 3a. Lipoideinlagerungen in Pflügerschen Schläuchen
und jungen Oozyten. Hund 21 Monate.
Gelatine-Gefrierschnitt. Sudan-schwarz B. 200fach

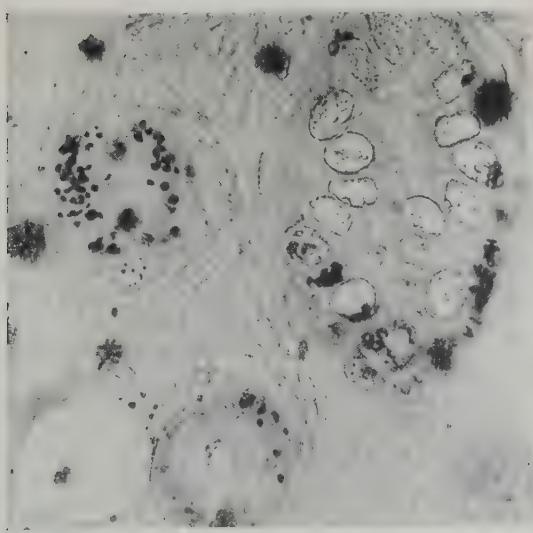


Abb. 3b. Das gleiche an anderer Stelle 800fach

Follikeldimension eine fortgeschrittenere Differenzierung entspricht — so ergibt die Lipoiddarstellung folgendes Bild: Die kleinsten Oozyten, die noch im Niveau der Pflüger'schen Schläuche oder

direkt darunter liegen, weisen im Plasma die gleichen Lipoidbläschen auf wie die basalen Zellen der Pflüger'schen Schläuche (Abb. 3a u. 3b). Eine vitellogene Zone im Sinne von van der Stricht kann in diesen Zellen noch nicht unterschieden werden, und ihr Kern liegt beinahe noch zentrisch. Mit zunehmender Größe der Eizellen und entsprechend tieferer Lagerung verschwinden diese grobgranulären Lipoideinlagerungen in dem Maße wie eine Dotterbildungszone deutlicher wird. In diesem Stadium liegt der Kern exzentrisch. Die Dotterbildungszone ist ebenfalls lipoidreich,

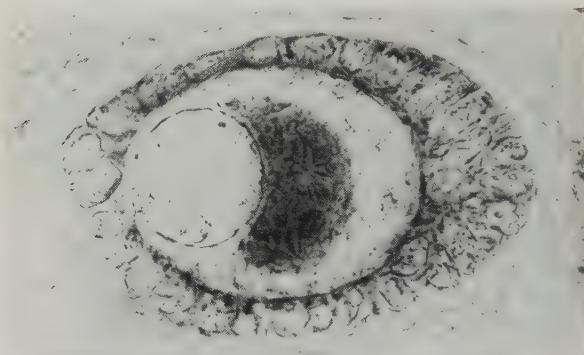


Abb. 4. Vitellogene Zone im jungen Sekundärfollikel.
Bearbeitung wie oben, 800fach

zeigt aber eine völlig andere Fettverteilung. Das Fett erscheint feingranulär entsprechend den hier angereicherten Mitochondrien (Abb. 4). Erst wieder bei herangewachsenen Eizellen, deren Durchmesser sich drei- bis vierfach vergrößert hat, finden sich grobgranuläre Lipoideinschlüsse (Abb. 5), wie sie den Befunden oben genannter Autoren entsprechen. Die Follikel stehen dabei an der Grenze vom Primär- zum Sekundärfollikel und werden von van der Stricht als Stadien der sich auflösenden vitellogenen Zone charakterisiert. Spärlich im Zentrum, häufig in der Randzone der Dotterbildungsregion finden sich Fetteinlagerungen, die allgemein als erste Zeichen der wirklichen Dotterbildung gedeutet werden. Liegt zu diesem Beginn der Dotterbildung der Kern noch exzentrisch, so liegt er im ausgesprochenen Sekundärfollikel schon wieder völlig im Zentrum der Zelle (Abb. 6). Besonders zu betonen ist, daß an meinen Präparaten keine Follikelzellen — ob jüngeren oder älteren Stadiums — irgend eine Andeutung derartiger Lipoideinschlüsse zeigen. Desgleichen sind die umgebenden Binde-



Abb. 5. Sekundärfollikel mit beginnender Dotterbildung.
Bearbeitung wie oben. 800fach



Abb. 6. Älterer Sekundärfollikel mit Zona pellucida und zentral liegendem Kern.
Grobes lipoidhaltiges Dottermaterial. Bearbeitung wie oben. 800fach

gewebszellen völlig frei. Eine Anfärbung von entsprechenden Strukturen, mit Held'schem Hämatoxylin ist mir an keiner Stelle gelungen. Eine Lipoidanreicherung in Thecazellen älterer Sekundär- und Tertiärfollikel hat ganz anderen Charakter und scheint mit den hier beschriebenen Vorgängen in keinem Zusammenhang zu stehen.

Besprechung

Die mir bekannte Literatur läßt Beobachtungen über den Totallipoidgehalt in Pflügerschen Schläuchen und jungen Follikeln vermissen. Soweit Abbildung und Verarbeitung eine Beurteilung zulassen, zeigt van der Stricht (1923) im Ovar einer erwachsenen Frau (seine Abb. 8) und beim 10 Wochen alten Meerschwein einen einschlägigen Befund, nämlich eine Lipoideinlagerung vor deutlicher Ausbildung der vitellogenen Zone.

Der hier vorliegende Befund muß nach m. A. dahin gedeutet werden, daß bei der wachsenden Säugereizelle zwei Phasen unterschieden werden müssen, in denen es zu grobgranulären Lipoideinschlüssen ins Plasma kommt. Die erste Phase scheint den Zeitraum zu umfassen von den voll ausgebildeten Pflügerschen Schläuchen bis zu den ganz jungen Oozyten mit völlig flachem Follikelepithel und beginnender vitellogener Zone. Die zweite Phase beginnt mit der Auflösung der vitellogenen Zone und führt zu den Stadien der Deutoplasmabildung. Mit unscharfer Grenze schiebt sich zwischen diese beiden Phasen der Entwicklungsabschnitt, der sich durch die deutliche Ausbildung der vitellogenen Zone charakterisiert. Schon van der Stricht hatte wahrscheinlich machen können, daß die hier angereicherten Mitochondrien zumindest teilweise aus Lipoiden bestehen, wie später die Biochemie und die Histochemie für alle Mitochondrien bestätigen konnte. So erklärt sich auch die deutliche Anfärbung der vitellogenen Zone mit Sudanschwarz, doch ist ihr Erscheinungsmuster grundsätzlich anders als in der früheren und der nachfolgenden Phase. Die Lipoiddarstellung in der vitellogenen Zone ist stets feingranulär und erreicht nie die intensive Schwärzung der größeren Fetteinlagerungen in der allerersten und späteren Entwicklung der Eizellen. Es ist das übrigens die Spanne der Entwicklung, in der der Zellkern ganz ausgesprochen exzentrisch liegt und der Nucleolus seine für die Entwicklung so charakteristische Größe erreicht.

Der Vergleich meines Befundes mit den Bildern der Golgimethoden (Sluiter, Weiner, Gresson) zeigt teilweise Übereinstimmungen, teils deutliche Differenzen. Bezüglich der Darstellung der Strukturen sind die von mir vorgewiesenen Lipoideinschlüsse immer deutlich voneinander getrennt und nie netzartig angeordnet wie bei den Golgimethoden. Der Grund könnte in der vergröbernden Zeichnung der Silberniederschläge liegen. Die Golgidarstellung zeigt entsprechende Zellapparate auch in den Follikelzellen und dem Keimepithel, wo ich eine charakteristische Sudanschwarzzeichnung vermisste. Auffallend ist die Übereinstimmung der verschiedenen Techniken bezüglich der oben beschriebenen Entwicklungsphasen. Auch die Golgistrukturen lassen sich durch zwei Phasen charakterisieren, eine frühe zentralisierte und an den Kern angelegte Form sowie eine spätere mit stark verstreuten Golgikörpern, denen Sluiter eine Lipoidanreicherung für die Deutoplasmabildung zuschreibt.

Über die Deutung der feingranulären Lipoidstrukturen der vitellogenen Zone als Mitochondrien herrscht allgemeine Übereinstimmung, obwohl spezifische Nachweise (Janusgrün, Dehydrogenasreaktionen) m. W. noch ausstehen. Bei der noch großen Unklarheit der Begriffe Golgiapparat und Golgikörper sollte man sich einer Deutung der grobgranulären Fetteinschlüsse noch enthalten, insbesondere bis eine genaue histochemische Analyse vorliegt. Gleichgültig ob die Lipoideinlagerungen als Golgiapparat oder als erste Deutoplasmabildung ihre Erklärung finden, so lassen sich auf Grund der Befunde mehrere Phasen der Ovogenese abgrenzen. Wie weit diese in gegenseitiger Abhängigkeit stehen, etwa in dem Sinn, daß die Bildung der Mitochondrienanreicherung nur nach Aufbau der vorausgehenden grobgranulären Lipoidstrukturen möglich ist, muß vergleichend an anderen Objekten untersucht werden. Unsere Vorstellungen über die Neubildung von Mitochondrien sind noch sehr dunkel. Es muß festgehalten werden, daß die Lipoidverteilung in den ältesten Eizellen gleichmäßig um den zentral gelegenen Kern erfolgt, während ja nach Dalcq (1950) die ungleiche Verteilung bestimmter Eiweißkomponenten auch beim Säuger zu einer bilateralen Symmetrie des noch nicht befruchteten Eies führt.

Es liegt nahe, die lipoidhaltigen Strukturen als Wegweiser für die Rückverfolgung der Eizellen zu benutzen, da die benachbarten Bindegewebszellen und auch die Follikelzellen keinerlei ent-

sprechende Zeichnung aufweisen. Es spricht gegen diesen Versuch, daß zumindest in einigen Pflügerschen Schläuchen fast alle tiefliegenden Zellen derartige Lipoideinlagerungen aufweisen, man müßte dann annehmen, daß praktisch alle basalen Zellen eines derartigen Schlauches sich zu Oozyten umwandeln.

Zusammenfassung

Die Darstellung des Gesamtfettes in jungen Oozyten und Pflügerschen Schläuchen bei einem jugendlichen Hundeovar ergänzt die bisherigen Vorstellungen von den verschiedenen Phasen der Oozyten- und Dotterbildung beim Säugetier.

Schrifttum

- Aykroyd, O. E.: *Z. Zellforsch. usw.* **27** (1938) 691—711. — Baker: J. R.: *Quart. J. microsc. Sci.* **87** (1946) 441—470. — Brachet, A., *Traité d'Embryologie des Vertébrés*, Paris 1935 (2. Aufl.). — Brachet, J.: *Embryologie chimique*, Paris 1947. — Cain, A. J.: *Biol. Rev. Cambridge philos. Soc.* **25** (1950) 73—112. — Costa, A. C.: da, *Eléments d'embryologie*, Paris 1948 (2. Aufl.). — Daleq, A. M.: *Vortr. Intern. Anat. Kongr. Oxford* 24.—28. VII. 1950. — Durme, M. van: *Arch. Biol. (Fr.)* **29** (1914) 71—201. — Flynn, T. Th. und Hill, J. P.: *Trans. Zool. Soc. London* **XXIV** **6** (1939). — Gresson, R. A. R.: *Quart. J. microsc. Sci.* **75** (1934) 697—722. — Hamilton, W. J., Boyd, J. D. und Mossman, H. W.: *Human Embryology* Cambridge (1944). — Harrison, R. J. und Harrison Matthews, L.: *Proc. Zool. Soc. London* **120** (1950) 699—712. — Konopacka, B.: *Arch. Biol. (Fr.)* **44** (1933) 251—307. — Lennert, K. und Weitzel, G.: *Z. wiss. Mikroskopie mikroskop. Techn.* **61** (1952) 20—29. — Loyez, M.: *Arch. Anat. microsc. (Fr.)* **8** (1906). — Needham, J.: *Chemical Embryology*, Cambridge Univ. Press (1931). — Nelsen, O. E.: *Comparative Embryology of the Vertebrates*. London (1953). — Sluiter, J. W.: *Protoplasma* **34** (1940) 393—468. — Stricht, van der: *Arch. Biol. (Fr.)* **33** (1923) 229. — Weiner, P.: *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **4** (1926) 149 bis 162.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Marburg/Lahn
(Direktor: Prof. Dr. K. Niessing)*

Zur inneren Mechanik des hypertrofischen Muskels

Von

H. Rollhäuser und G. G. Wendt

Mit einer Abbildung im Text

(Eingegangen am 3. August 1954)

Die vorliegende Arbeit stellt eine Fortsetzung früherer Untersuchungen über die innere Mechanik des Skelettmuskels (Benningshoff und Rollhäuser 1952) und über die Muskelhypertrophie (Wendt 1952 u. 1953) dar.

Hinsichtlich der Struktur und der Funktion des normalen Muskels haben in den letzten Jahren Feneis (1951) und Benningshoff und Rollhäuser (1952) die bis dahin gültigen Ansichten, die auf Untersuchungen von Roux, Strasser, Fick, Beritoff und Pfuhl beruhten, ergänzt und berichtigt. Die dabei gewonnenen Ergebnisse mögen hier in aller Kürze angedeutet werden:

Zwischen Fiederungswinkel, Länge der Fleischfasern¹ und Hubhöhe eines gefiederten Muskels bestehen formelmäßig faßbare Beziehungen. Obgleich innerhalb eines Muskels verschiedene Fiederungswinkel (bis 30°) vorkommen, kann die Hubhöhe bei entsprechender Änderung der Faserlänge für alle Fasern gleich bleiben. Bei der Kontraktion des normalen Muskels schafft die Vergrößerung der Fiederungswinkel den notwendigen Raum für die Faserverdickung. Besonders bei einem doppelt gefiederten Muskel wird dadurch gleichzeitig erreicht, daß der innere Druck nicht ansteigt. Benningshoff hat dies als Selbststeuerung des Muskels bezeichnet.

¹ Im folgenden werden als „Muskelfaser“ die Sarkolemmsschläuche mit Inhalt und als „Fleischfasern“ die kleinsten durch Bindegewebe deutlich voneinander abgegrenzten Bündel von Muskelfasern bezeichnet.

Im atrophischen Muskel fanden Benninghoff und Rollhäuser gleichzeitig mit der Verschmälerung der Fasern eine Abnahme der Fiederungswinkel. Sie knüpften an diesen Befund die Vermutung, daß im hypertrophenischen Muskel bei der Faserverdickung entsprechend auch der Fiederungswinkel größer werden müßte. Diese Vermutung konnte dann Wendt durch vergleichende Messungen am hypertrophenischen und normalen Gastroknemius der Katze bestätigen.

Wenn sich also der durchschnittliche Fiederungswinkel mit Atrophie und Hypertrophie ändert, so müssen auch alle anderen Größen, wie Länge und Dicke der Fleischfasern und Hubhöhe, sich entsprechend ändern, damit der Muskel auch in diesen neuen Zuständen eine harmonische Funktion behält. In diesem Zusammenhang soll die vorliegende Mitteilung folgende Fragen beantworten:

1. Wie verhalten sich im hypertrophenischen Muskel Faserdicke, Fiederungswinkel und Fleischfaserlänge und was ergibt sich aus diesen Größen hinsichtlich der Hubhöhe des hypertrophenischen Muskels.

Die Hubhöhe wird nicht nur von inneren Faktoren des Muskels bestimmt, sondern sie muß sich in das übergeordnete Bezugssystem einpassen und richtet sich daher nach dem Bewegungsumfang des Gelenkes.

2. Erfolgt die Querverdickung der Fleischfasern bei der Hypertrophie allseitig gleichmäßig?

Wie Benninghoff und Rollhäuser zeigten, wird bei der Kontraktion des normalen Muskels durch Vergrößerung der Fiederungswinkel in der Ebene dieser Winkel mehr Platz geschaffen, als bei allseitig gleichmäßiger Verdickung der Muskelfasern erforderlich wäre. Nun muß aber bei allseitig gleichmäßiger Verdickung der Fasern auch senkrecht zur Ebene der Fiederungswinkel Raum geschaffen werden. Dies ist jedoch schwer vorstellbar, da es ein Abscheren der Fasern an der Ursprungsfläche erfordern würde. Feneis (1951) erblickt die Lösung dieses Problems darin, daß sich die Fleischfasern wegen ihres keilförmigen Querschnittes ineinander schieben können.

Da im hypertrophenischen Muskel ebenfalls die Fiederungswinkel zunehmen, könnte hier das gleiche Problem bestehen.

Wenn nun bei der Kontraktion wie bei der Hypertrophie des Muskels in einer Ebene zuviel und in der anderen praktisch kein Raum für die Zunahme des Faserquerschnittes entsteht, dann erscheint es uns nahe liegend, daß die Fleischfasern sich nicht allseitig gleichmäßig verdicken, sondern sich in die gegebenen Raumverhältnisse einfügen.

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden am Gastroknemius von zwei ausgewachsenen Katern durchgeführt. Nach Amputation des rechten Hinterbeines (Kontrolle) wurden beide Tiere 10 Wochen lang auf einem laufenden Band so trainiert, daß sie in mehrtägigen Abständen kurzdauernde Höchstleistungen vollbringen mußten. Kontroll- und Hypertrophie-Bein wurden vollkommen gleich behandelt: Fixierung der Beine nach Freilegung des Gastroknemius bei rechtwinkliger Stellung im Knie- und Sprunggelenk in Formalin. Nach zwei Wochen Abtragung der Muskeln vom Knochen und Überführung in Alkohol zur weiteren Untersuchung. Die übersichtlichsten Faserverhältnisse zeigt der laterale Kopf des Gastroknemius. Legt man durch die Mitte dieses Kopfes einen Längsschnitt senkrecht zur Oberfläche, dann findet man zwischen dem von proximal kommenden dorsalen Sehnenblatt und dem von der Achillessehne kommenden inneren Sehnenblatt in der Schnittebene laufende Fleischfasern, die von proximal-außen nach distal-innen ziehen (Abb. 1). An dieser Schnittfläche wurden nun Fiederungswinkel, Fleischfaserlänge und Dicke des Muskels jeweils proximal und distal gemessen. Dabei wurde der mit proximal bezeichnete Meßort etwa in der Mitte der Muskellänge gewählt, da die noch weiter proximal gelegenen Fasern offenbar auf das Kniegelenk abgestimmt sind. Eine exakte Längenmessung der Fleischfaser ist nur möglich, wenn die Fasern einzeln herauspräpariert werden. Sodann wurden aus histologischen Paraffinschnitten der vermessenen Muskelabschnitte die Konturen der Fleischfasern und die Muskelfasern im Querschnitt gezeichnet und ebenfalls ausgemessen.

Befunde

Zunächst seien die gemessenen Werte tabellarisch zusammengestellt (Tabelle 1). In der entsprechenden von Wendt mitgeteilten Tabelle sind außer der Gewichtshypertrophie nur Muskeldicke, Fiederungswinkel, Fleischfaserlänge und Hypertrophie des Muskelfaserquerschnittes enthalten. Die damaligen und die jetzigen Befunde decken sich im wesentlichen, sind jedoch im einzelnen nicht vergleichbar, da die für die frühere Mitteilung vermessenen Bezirke näher den Enden des Muskelbauches lagen. Die Hypertrophie war bei der Katze II weitaus stärker als bei Katze I.

Tabelle 1

	Katze I		Katze II	
	Kontrolle	Hypertr.	Kontrolle	Hypertr.
Gewicht des lateralen Gastroknemiuskopfes [g]	5,65	6,60	4,85	8,90
Gewichtshypertrophie		17 %		84 %
Länge des Muskelbauches ohne Sehne [mm]	85	85	84	89
Muskeldicke proximal [mm]	7,5	8,2	5,3	6,7
Muskeldicke distal [mm]	6,0	7,4	5,1	5,8
Fiederungswinkel proximal	18°	21°	16°	20°
Fiederungswinkel distal	14°	18°	12°	16°
Länge der Fleischfasern proximal [mm]	23,5	22,5	20,0	18,5
Länge der Fleischfasern distal [mm]	25,0	23,5	21,0	20,5
Errechnete Hubhöhe bei Verkürzung auf 50 %, Prox. [mm]	13,3	13,2	10,9	10,6
Errechnete Hubhöhe bei Verkürzung auf 50 %, distal [mm]	13,2	13,3	11,0	11,1
Mittlere Achsenlänge der Querschnittstraute der Fleischfasern, lange Achse [Meßeinheiten]	49,0	48,5	50,6	53,1
Mittlere Achsenlänge der Querschnittstraute der Fleischfasern, kurze Achse [Meßeinheiten]	19,0	22,4	16,9	26,1
Mittleres Verhältnis der Achsenlängen der Fleischfaserquerschnitte, proximal	100 : 39	100 : 46	100 : 33	100 : 50
Querschnittshypertrophie der Fleischfasern		17 %		63 %
Mittlerer Muskelfaserquerschnitt, proximal [Meßeinheiten]	10,95 ±0,27	12,12 ±0,25	4,49 ±0,10	8,37 ±0,22
Querschnittshypertrophie der Muskelfasern		11 %		86,5 %

Dies erklärt sich aus einer größeren Trägheit und Widerspenstigkeit der Katze I beim Lauftraining.

Bezüglich der ersten der einleitend aufgeworfenen Fragen ergibt ein Vergleich von Kontroll- und Hypertrophiemuskel an den Befunden der Tabelle 1 folgendes:

Die Dicke des Muskels (d in Abb. 1) nimmt zu. Gleichzeitig vergrößern sich allgemein die Fiederungswinkel (γ). Die Faserlänge (L) nimmt durchweg ab.

Aus Fiederungswinkel und Faserlänge wurden unter Annahme einer maximalen Faserverkürzung von 50 % die Hubhöhen für jede der gemessenen Fasern nach einer von Benninghoff und Rollhäuser angegebenen Formel berechnet:

$$h = L (\cos \gamma - \sqrt{\cos^2 \gamma - 0,75}) .$$

Die so errechneten Werte für die Hubhöhe h (Tabelle 1) sind innerhalb eines Muskels bei Kontrolle und Hypertrophie praktisch

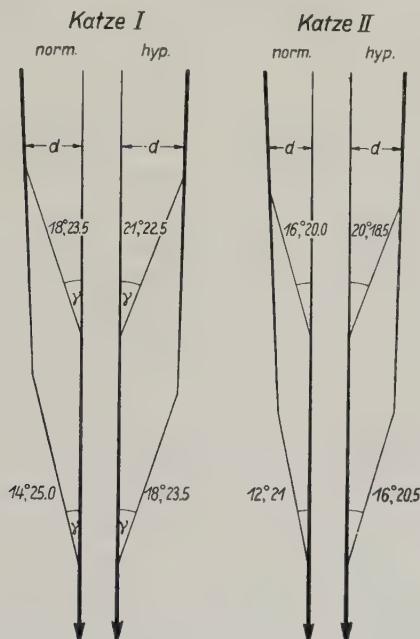


Abb. 1. Längsschnitt durch den lateralen Gastrocnemiskopf senkrecht zu seiner Oberfläche. Schematisch sind die Blätter der Ursprungs- und Achillessehne dargestellt. Die Zahlenangaben beziehen sich auf Fiederungswinkel und Länge der eingezzeichneten Fleischfasern

gleich. Die geringen Differenzen liegen innerhalb der Fehlergrenze.

Man kann also einmal feststellen, daß innerhalb eines Muskelbauches die Hubhöhe der proximalen und der distalen Fasern trotz unterschiedlicher Fiederungswinkel gleich ist. Zum andern zeigt sich, daß auch durch die Hypertrophie und die damit verbundene Faserverdickung und Winkelvergrößerung die normale Hubhöhe des Muskels nicht geändert wird. Die Tabelle 1 zeigt,

daß die gleichbleibende Hubhöhe durch eine Verkürzung der hypertrophischen Fleischfasern erreicht wird.

Es zielen also alle Veränderungen bei der Hypertrophie darauf ab, den Bewegungsumfang des Gelenkes zu erhalten. Die hypertrophische Verdickung der Fleischfasern führt dazu, daß sich die Fiederungswinkel vergrößern. Bei unveränderter Faserausgangslänge müßte daraus eine größere Hubhöhe resultieren (s. Benninghoff und Rollhäuser). Da diese vom Gelenk nicht ausgenutzt wird, erfolgt eine Verkürzung der normalen Faserlänge in solchem Ausmaß, daß die optimale Hubhöhe unverändert bleibt.

Wenn nun aber die Ursprungs- und Insertionsstelle jeder der Fleischfasern an den beiden Sehnenblättern bei der Hypertrophie dieselbe ist wie beim normalen Muskel, d. h., wenn die Befestigungspunkte der Fasern nicht wandern, dann müßte der hypertrophische Muskel in der Normallage etwas zu kurz werden, denn die Verkürzung der normalen Faserlänge zusammen mit einer Zunahme der Fiederungswinkel ist nicht ohne leichte Hebung der Endsehne möglich. Diese Disharmonie könnte dadurch vermieden werden, daß die Fleischfasern mit ihren Ursprüngen wandern. Beim atrophischen Muskel ist eine derartige Wanderung ganz offensichtlich (Benninghoff und Rollhäuser). Beim hypertrophenischen Muskel braucht sie allerdings nicht beträchtlich zu sein. Sie müßte im Falle des Gastroknemius der Katzen I und II rund 1,5 mm betragen.

Diese Feststellungen haben noch eine weitere Konsequenz. Zweifellos gewinnt der Muskel durch seine Faserverdickung an Hubkraft. Die Zunahme der Fiederungswinkel aber verringert die Kraftkomponente der Fasern, die sich als Hubkraft auf die Sehne überträgt. Das ist schon im normalen Muskel der Fall, wo mit zunehmender Faserkontraktion der Fiederungswinkel immer stumpfer wird. Es gilt in gleicher Weise für den hypertrophenischen Muskel, der bereits in der Ausgangslage größere Fiederungswinkel besitzt. Bezeichnen wir die Kraft einer Fleischfaser mit K , so ist die Kraftkomponente, die über die Sehne als Hubkraft Arbeit leistet, $K \cdot \cos \gamma$, sie hängt also vom Fiederungswinkel ab. Als Beispiel mögen die Verhältnisse bei der Katze II dienen:

Der mittlere Fiederungswinkel des Kontrollmuskels beträgt 14° . In der Normallage würde eine Fleischfaser von der Kraft K eine Hubkomponente von $K \cdot \cos 14^\circ = 0,97 K$ besitzen. Nach maximaler Kon-

traktion auf die Hälfte steigt der Fiederungswinkel auf 29° . Demnach hätte die Faser am Ende der Kontraktion eine Hubkraft von $K \cdot \cos 29^\circ = 0,875 K$. Das entspricht einem Hubkraftverlust von rund 10%. Für den hypertrofischen Gastroknemius dieser Katze findet sich ein mittlerer Fiederungswinkel von 18° . In der Ausgangslage käme den hypertrofischen Fasern eine Hubkraft von $K' \cdot \cos 18^\circ = 0,951 K'$ zu. Der durch die Winkelzunahme bedingte Verlust an Hubkraft ist also minimal — etwa 2% — und steht in keinem Verhältnis zum Kraftzuwachs durch die Faserverdickung. Etwas ungünstiger wird die Kraftentfaltung bei stärkster Kontraktion des hypertrofischen Muskels. Bei Kontraktion auf die Hälfte steigt der Fiederungswinkel von 18° auf 38° an. Die Hubkraft am Ende der Kontraktion ist dann $K' \cdot \cos 38^\circ = 0,786 K'$. Dies entspricht einem Kraftverlust während der Kontraktion von 17,2%.

Wir sehen somit, daß der hypertrofische Muskel an Ökonomie einbüßt. Es wird nicht der gesamte durch Faserverdickung mögliche Kraftgewinn für die Arbeitsleistung nutzbringend angewandt.

Die zweite der einleitend gestellten Fragen war die nach der Verdickung der Fleischfasern bei der Hypertrophie. Eine allseitig gleichmäßige Verdickung ist theoretisch nicht zu erwarten, denn mit der Vergrößerung der Fiederungswinkel wird in der Ebene der Winkel Raum freigegeben, während in der dazu senkrechten Richtung die Dickenentfaltung der Fasern behindert ist. Wir haben daher die Querschnittsform der hypertrofischen und der normalen Fleischfaser miteinander verglichen. Im allgemeinen zeigen die Fleischfasern einen rautenförmigen Querschnitt mit einer langen und einer kurzen Rautenachse, seltener eine dreieckige Form. Die lange Achse liegt regelmäßig etwa parallel zur Fläche der Ursprungs- und Ansatzsehne. Dies hatte schon Feneis (1951) beschrieben.

Von jedem Muskel wurden nun 150 solcher Querschnitte vermessen. Die jeweiligen Mittelwerte für die lange und die kurze Rautenachse sind in der Tabelle 1 in Meßeinheiten angegeben. Ein Vergleich dieser Zahlen zeigt eine auffällige Längenzunahme der kurzen Achse bei der Hypertrophie, während sich die Werte für die lange Achse nur unwesentlich ändern. Damit ist ein ungleichmäßiges Dickenwachstum der Fleischfasern sichergestellt. Die normalerweise spitze Querschnittsraute wird plump. Das geht auch aus dem Verhältnis Lange Achse : Kurze Achse hervor: Im normalen Muskel der Katze I beträgt es 100:39, im hypertrofischen 100:46. Bei der Katze II geht es infolge der stärkeren Hypertrophie von 100:33 auf 100:50 zurück. Es erfolgt also die

Verdickung nur in Richtung der kurzen Rautenachse, und das ist gerade die Richtung, in der durch Vergrößerung der Fiederungswinkel Platz geschaffen wird.

Es fragt sich jedoch, ob der Raumgewinn durch die Winkelzunahme für die Verdickung wirklich ausreicht. Bei der Katze I wurde proximal eine Vergrößerung des Fiederungswinkels von 18° auf 21° gemessen. Das erlaubte eine Faserverdickung in der Winkelebene von 16% ($\sin 21^\circ : \sin 18^\circ$). Tatsächlich haben sich die hypertrophen Fleischfasern in Richtung ihrer kurzen Rautenachse im Mittel um 18% verdickt. Da die Größe der langen Rautenachse hierbei praktisch gleich bleibt, vergrößert sich die Querschnittsfläche der Fleischfasern ebenfalls um 18%. Berücksichtigen wir zudem die beobachtete Gewichtshypertrophie von 17%, so sprechen alle Werte eindeutig dafür, daß der Raum für die hypertrophen Faserverdickung ausschließlich durch die Zunahme der Fiederungswinkel gewonnen wird.

Bei der Katze II wurde eine Vergrößerung der proximalen Fiederungswinkel von 16° auf 20° gefunden, womit theoretisch eine Faserverdickung in der Winkelebene um 24% möglich wäre. Es verdicken sich jedoch die Fleischfasern in dieser Richtung durch Zunahme der kurzen Rautenachse um 55%. Der Raumgewinn durch die Winkeländerung reicht also für diese erhebliche Faserverdickung nicht aus. Der benötigte Platz könnte dadurch geschaffen werden, daß die Ansatzstellen der Fleischfasern an den Sehnenblättern sich in der Längsrichtung des Muskels auseinander drängen. Auf diesen Vorgang können wir dann nämlich die Verlängerung des gesamten lateralen Gastroknemiuskopfes von 84 mm auf 89 mm zurückführen. Schon bei makroskopischer Betrachtung sieht man, daß die distalen Fasern des hypertrophen Muskels tiefer auf die Achillessehne herabreichen.

Bei der Katze I, die ja nur eine geringere Hypertrophie aufwies, war dagegen keine Verlängerung des Muskelbauches festzustellen.

Es zeigt sich also, daß die Vergrößerung der Fiederungswinkel nur bis zu einem bestimmten Grad der Hypertrophie für die Faserverdickung ausreicht. Darüber hinaus müssen sich die Fasern auseinander drängen, womit ein nicht unbedeutender innerer Umbau des ganzen Muskels verbunden ist.

Der rhombische Querschnitt der Fleischfasern und ihre eindimensionale Dickenzunahme bei der Hypertrophie hat eine nicht zu unterschätzende Bedeutung für das Muskelbindegewebe. Es

ist ohne weiteres klar, daß die Rautenform eine geschlossene Packung der Fleischfasern ohne größere Bindegewebszwickel erlaubt. Das Bindegewebe in den Gleitspalten zwischen den Fleischfasern läßt sich in zwei funktionell verschiedene Fasersysteme unterteilen. Feneis (1935) beschrieb die sogenannten neutralen Verbindungsfasern, die benachbarte Fleischfasern miteinander verbinden und immer parallel zu der Ursprungs- und Endsehne des Muskels verlaufen. Infolge dieser Streichrichtung sind sie Dehnungen und Stauchungen bei der Kontraktion entzogen. Das zweite Fasersystem bildet eine Gitterhülle um die Fleischfaser. Diese Fasern verlaufen in sich überkreuzenden Schraubentouren rings um die Fleischfasern herum. Die Faserhülle muß selbstverständlich die Verdickung der Fleischfasern während der Kontraktion und die Verlängerung bei einer Dehnung ermöglichen. Sie darf auch dem hypertrophen Dickenwachstum der Fleischfasern keinen nennenswerten Widerstand leisten. Man muß sich daher überlegen, wie stark sich der Umfang einer Fleischfaser bei der Hypertrophie vergrößert. Bei der Katze II nimmt der rhombische Querschnitt — mit einem Achsenverhältnis von 100 : 33 — um 63 % zu. Wenn er allseitig gleichmäßig zunimmt, wächst der Umfang des Rhombus um 28 %. Um diesen Betrag müßte sich die Faserhülle weiterstellen. Erfolgt die Querschnittszunahme jedoch allein durch Verlängerung der kurzen Achse um 63 %, so steigt der Umfang nur um 8 %. Das Hüllgewebe wird also einer viel geringeren Dehnung ausgesetzt.

Damit erweist sich die Rautenform des Querschnittes und die beschriebene Art der Verdickung auch hinsichtlich des Muskelbindegewebes als besonders günstig.

Ein weiterer Punkt unserer Untersuchung war die Querschnittszunahme der Muskelfasern. Diese Querschnitte sind in der Form annähernd rund oder polygonal. Das gilt für den normalen wie für den hypertrophenen Muskel.

Die Querschnittsfläche der hypertrophenen Muskelfasern vergrößerte sich bei der Katze I im Mittel um 11 %. Das entspricht in der Größenordnung der Verdickung der Fleischfasern (+ 17 %) und der Gewichtszunahme des gesamten lateralen Gastroknemiuskopfes von 17 %.

Bei der Katze II finden wir eine Verdickung der hypertrophenen Muskelfasern von 86,5 %. Auch dieser Wert entspricht der gefundenen Gewichtszunahme des Muskelbauches von 84 %.

Die Fleischfasern dagegen weisen hier nur eine mittlere Querschnittszunahme von 63% auf.

Es liegt also bei Katze II — im Gegensatz zu Katze I — die Vergrößerung des Fleischfaserquerschnittes wohl nicht mehr in der gleichen Größenordnung wie die Gewichtshypertrophie und die Hypertrophie der Muskelfaserquerschnitte. Vielmehr bleibt bei diesem Tier die gemessene Zunahme der durchschnittlichen Fleischfaserquerschnittsfläche hinter den beiden anderen Größen zurück. Als einleuchtende Erklärung für diesen Befund bietet sich die Vermutung an, daß bei der Katze II, die ja eine weit höhere Hypertrophie zeigte als Katze I, ein Teil der Fleischfasern sich der Länge nach geteilt hat. Eine obere Grenze für die Dicke der Fleischfasern ist a priori anzunehmen. Dann aber ist es höchst wahrscheinlich, daß bei einer so ungewöhnlichen Hypertrophie von 84 Gewichtsprozent ein Teil der ursprünglich dicksten Fleischfasern diese Grenze überschritten und sich deshalb gespalten hat. Eine genaue Untersuchung dieser Frage soll einer späteren Veröffentlichung vorbehalten bleiben.

Für die Gitterfaserhülle der Muskelfasern gelten ähnliche Überlegungen wie für das Bindegewebe um die Fleischfaser. Allerdings muß die Elastizität der Gitterfasern in Rechnung gestellt werden. Einen Begriff von dem Ausmaß, in dem eine Weiterstellung der Gitterfaserhülle um die Muskelfaser notwendig ist, gibt die Tatsache, daß z. B. bei der Katze II der mittlere Umfang der Muskelfasern um 36,5% zunimmt.

Abschließend läßt sich nach den dargelegten Befunden folgendes feststellen: Das Wesen der Hypertrophie liegt in einer Querschnittszunahme der Muskelfasern. Der Raum für diese Zunahme wird in erster Linie und bei mittlerer Hypertrophie ausschließlich durch eine Vergrößerung der Fiederungswinkel geschaffen. Bei stärkerer Hypertrophie muß zusätzlich ein Auseinanderrücken der Faseransätze an den Sehnen, das sich in einer Verlängerung des Muskels ausdrückt, angenommen werden.

Die Hubhöhe, also jene Größe, von der die Wirkung des Muskels auf sein Gelenk maßgeblich beeinflußt wird, kann in der Hypertrophie nur dann gleich der Hubhöhe des normalen Muskels bleiben, wenn gleichzeitig eine Verkürzung der Fleischfasern erfolgt.

Die besondere Art der hypertrophenischen Verdickung der Fleischfasern ausschließlich in der Ebene der Fiederungswinkel erlaubt

einmal eine volle Ausnutzung des durch die Vergrößerung der Fiederungswinkel freigegebenen Raumes. Zum andern erweist sie sich als die Form der Querschnittszunahme, bei der das Muskelbindegewebe am wenigsten beansprucht wird.

Alle festgestellten Veränderungen im inneren Aufbau des hypertrofischen Muskels dienen einmal der Erhaltung einer harmonischen Funktion und zum andern der Gewährleistung einer zwar kräftigeren, im Umfang aber dem Normalzustand gleichbleibenden Wirkung auf das Gelenk.

Zusammenfassung

Auf Grund experimenteller Untersuchungen stellt die Arbeit die Veränderung der Fleischfaserlänge, der Muskellänge und Muskeldicke, der Fiederungswinkel und der Hubhöhe, der Fleischfaser- und Muskelfaserquerschnitte und einiger weiterer Faktoren bei der Muskelhypertrophie dar. Es wird gezeigt, daß durch aufeinander abgestimmte Änderung dieser Größen auch für den hypertrofischen Muskel der normale Bewegungsumfang am Gelenk und eine harmonische innere Mechanik gewährleistet wird.

Schrifttum

- Benninghoff, A.: Anat. Nachr. **1** (1950). — Benninghoff, A., und H. Rollhäuser: Pflügers Arch. **254** (1952). — Beritoff, J.: Pflügers Arch. **209** (1925). — Feneis, H.: Morph. Jb. **76** (1935); **91** (1951). — Fick, R.: in Bardelebens Hdb. d. Anatomie Bd. II, 1, 2, 1910. — Pfuhl, Z. Anat. u. Entw.gesch. **106** (1937). — Roux, W.: Jena. Z. Naturw. **16** (1883). — Strasser, H.: Lehrb. d. Muskel- u. Gelenkmechanik. Berlin 1908. — Wendt, G. G.: Morph. Jb. **92** (1952); Verh. anat. Gesellsch. 1953.

*Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin
Direktor: Prof. Dr. Ernst von Herrath*

Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Säugermilz

**2. Der Einfluß der Außentemperatur auf die Differenzierung der Milz
heranwachsender Tiere (Hunde, Katzen, Kaninchen). Bemerkungen über
das Verhalten der Gewichte wachsender Organe unter Außentemperatur-
und Trainingseinfluß**

Von

Ernst von Herrath

Mit 6 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 4. August 1954)

Einleitung und Fragestellung

Die vorliegende Untersuchung ist die dritte gleichen Obertitels und baut sich in ihrer Fragestellung wesentlich auf den Ergebnissen der beiden ersten auf (1937, 1939).

Danach erfährt die Speichermilz heranwachsender Hunde unter dem Einfluß eines Lauftrainings eine gleichsinnige und etwa gleich starke Vergrößerung und Gewichtsvermehrung wie das Herz. Das Trabekelnetz verlängert und verdichtet sich durch stärkere Aufzweigung, so daß der durchschnittliche Trabekeldurchmesser zwar ab-, die absolute und relative Trabekelmenge der Milz aber dennoch zunimmt. Die Verteilung der Trabekelanschnitte auf die einzelnen Durchmesserbreiten ergibt für die trainierten Hunde sehr bezeichnende Eigenheiten. Der absolute und relative Muskelgehalt der Läufermilzen ist erhöht. Die Involution des Milzlymphgewebes wird durch das Training beschleunigt. Alle diese Eigenschaften, die deutliche, wenn auch in ihrer Art noch näher zu klärende Abhängigkeiten von der körperlichen Leistung in der Zeiteinheit und von der Trainingsdauer zeigen, besitzen die Milzen der Laufhunde im Vergleich mit nichttrainierten Geschwistertieren.

Die engen Gewichtsbeziehungen zwischen Körper und Milz, die auch beim Menschen auf verschiedenen Altersstufen ziemlich

konstant bleiben sollen, werden im Schrifttum gelegentlich, wenn auch kommentarlos, als bemerkenswert hervorgehoben. Sie fielen auch mir beim Pferde und Hunde auf (1938₁, 2). Gleichzeitig konnte ich für beide Tierarten sehr enge Gewichtsbeziehungen zwischen Herz und Milz feststellen. Herz und Milz sind dazu etwa gleich stark der Hesse'schen Reihenregel unterworfen (1938 1939, 1941). Dieser Befund ist überhaupt für alle Säugerarten mit Speichermilz gültig, so daß bei diesen der Reihenregel für das Herz eine solche für die Milz mehr oder weniger parallel geht (1947). Die Parallelität ist um so ausgeprägter und konstanter, auch im Einzelfalle, je größer und kreislaufwirksamer der Milzerythrocytenspeicher ist (Elch, Elefant, Pferd, Katze). Bei Tieren ohne kreislaufwirksamen Milzerythrocytenspeicher (Kaninchen) bestehen zwar zwischen Körper- und Herzgewicht im Rahmen der Reihenregel enge Gewichtsbeziehungen, die Milz ist jedoch hier nicht an die Reihenregel gebunden, und somit werden auch ihre Gewichtsbeziehungen zum Körper und zum Herzen vermißt (1941). Dieses Verhalten der Kaninchenmilz erklärte ich ursächlich mit dem Fehlen eines Erythrocytenspeichers in der Milz (Näheres darüber siehe 1947).

Nach Stieve (1938) erklären sich die Gewichtsbeziehungen zwischen Körper und Herz aus den Erfordernissen der Wärme-regelung, die das Herzgewicht wesentlich stärker festlegen und verändern als die Einflüsse der körperlichen Arbeit es tun. Aus diesen Befunden Stieves folgerte ich, daß die Vorgänge der Wärmeregulation bei den Tieren mit Speichermilz die engen Gewichtsbeziehungen Körper — Herz — Milz wesentlich bestimmen und abändern; bei den Tieren ohne Milzerythrocytenspeicher zwar das Herz-, nicht aber auch das Milzgewicht beeinflussen (vgl. 1939, 1941, 1947). Der Milzerythrocytenspeicher müßte demnach hauptsächlich wärmeregelnden Vorgängen dienen. Diese Folgerungen aber finden schon darin eine Stütze, daß Herz und Speichermilz sich etwa gleich stark nach der Reihenregel richten (1937), und sich nach Lauftraining auch etwa in gleichem Maße vergrößern (1937, 1939). Stellt man sich vor, daß die Entspeicherung der Milz bei körperlicher Arbeit nicht durch die Arbeit an und für sich, sondern durch die von der Bewegung ausgelösten wärmeregelnden Vorgänge wesentlich mitbedingt ist, so kann man die parallele Gewichtsvermehrung von Herz und Milz, wie auch die übrigen angeführten Differenzierungsänderungen der Milz nach Lauftraining auch mehr oder weniger als durch wärmeregelnde Prozesse ur-

sächlich mithervorgerufen betrachten. Diese Annahme scheint sich auch dadurch stützen zu lassen, daß sich die Milz ohne kreislaufwirksamen Erythrocytenspeicher (Stoffwechselmilz, Kaninchen) nach Lauftraining nicht wie die Speichermilz vergrößert, sondern sich aus bereits andernorts (vgl. 1941) mitgeteilten Gründen, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, sogar merklich verkleinert (vgl. auch Hoffmann, 1938). Auch die Unabhängigkeit der Stoffwechselmilz extremer Ausbildung (Kaninchen) von der Reihenregel läßt sich gut mit der Annahme wärmeregelnder Aufgaben des Milzspeichers vereinbaren.

Vor allem aber läßt sich diese Arbeitshypothese durch das eigenartige Verhalten der Organgewichte eines meiner im Lauf trainierten Schäferhunde stützen (vgl. 1937). Der Hund lief im Gegensatz zu seinen Geschwistern, die im geheizten Stall bei ziemlich gleichbleibender Außentemperatur trainiert wurden, im Freien, im Herbst und im Winter bei jedem Wetter. Herz- und Milzgewicht des Tieres erwiesen sich absolut und vor allem auch relativ ganz ungewöhnlich erhöht, so daß sie aus dem gegebenen Vergleichsrahmen und aus der Reihenregel völlig herausfielen. Zur Erklärung dieses Verhaltens nahm ich an, daß das Training (oder die im Gefolge der körperlichen Arbeit auftretenden wärmeregelnden Vorgänge) und die Einwirkung der stark wechselnden, meist recht niedrigen Außentemperatur sich in ihrer Wirkung auf den Kreislauf (Wachstumsreiz für Herz und Milz) addiert oder potenziert haben müssen. Jedenfalls spricht die besonders starke Gewichtsvermehrung des Herzens und der Milz beim im Freien trainierten Hund für die Stievesche Auslegung der Reihenregel. Ist, wie Stieve annimmt, die Wärmeregulation stärker und maßgebender an der Veränderung des Herzgewichts beteiligt als die körperliche Arbeit, so gilt dasselbe nach den voranstehenden Überlegungen und Befunden in denkbar enger Abhängigkeit von dem Ausmaße des Milzerythrocytenspeichers auch für die Speichermilz.

Es liegt nach allen diesen, teils gesicherten, teils arbeitshypothetischen Zusammenhängen, und nach den ersten allbekannten Befunden von Barcroft [1930], Scheunert und Krzywanek [1927] nahe, die Milz mit den in Fragenkreis der Wärmeregulation einzubeziehen. Das aber ist bisher weder von morphologischer noch von physiologischer Seite aus erfolgt, und so wird auch in der Darstellung des Mechanismus der Wärmeregulation von Thauer [1939] die Milz nicht erwähnt, obwohl eine Reihe physiologischer und klinischer Beobachtungen vorliegt, die für eine bestimmte Stellung des Milzspeichers in der Wärmeregulation sprechen. Ich wies auf diese Mitteilungen im Schrifttum zusammenstellend bereits andernorts hin (vgl. [1941]), und möchte sie hier durch neuere ergänzen. — In experimentellen Untersuchungen über die Milzsperre teilt Henning [1927] mit, daß bei Mäusen in Kältestarre die Milz beim Anschneiden bzw. Abschneiden eines Stückes nicht blutet. Nach Eppinger [1930] können die Muskeltätigkeit und die Außentemperatur

als die beiden bisher bekannten physiologischen Faktoren angesprochen werden, die die zirkulierende Blutmenge beeinflussen können. So maß Eppinger mit dem CO-Verfahren von van Slyke bei Patienten nach Aufenthalt im Schwitzkasten oder nach Fahrrad-Ergometer-Treten die zirkulierende Blutmenge um 1,2 l durch Temperaturerhöhung vermehrt. Durchschnittlich ist die Zunahme der kreisenden Blutmenge nach Arbeit viel bescheidener als nach Wärmeinfluß. Barbour und Mitarbeiter (zit. bei Rogers und Lackey [1928]) konnten nachweisen, daß bei Mensch und Tier Aufenthalt in der Hitze eine Blutverdünnung, Aufenthalt in der Kälte aber eine Blutverdickung hervorruft. Auch Wislicki [1930] konnte im Laboratoriumsversuch beim Menschen bei Erhöhung der Außentemperatur größere Hb-Mengen im Kreislaufblute nachweisen. Dabei betrug der Anstieg der kreisenden Blutmenge nach Erhöhung der Außentemperatur von 15 auf 30° C 1,5 l. Nach Wislicki müssen die Erythrocyten dieses Blutes aus der Milz stammen. Nach Banns, Garcia, Ginsburg und Simond [1940] schütten Hunde im Bad von 40—41° C reichlich Erythrocyten aus der Milz aus, eine Reaktion, die nach Splenektomie ausbleibt. Sasybin [1937] sah bei Hund und Katze nach Einwirkung hoher Temperatur (38—60° C in der Wärmekammer) Milzvergrößerungen auf das 1 $\frac{1}{2}$ fache Volumen durch Blutfülle. Barcroft und Elliott [1937] beobachteten bei einer höheren Temperatur ausgesetzten Hunden leichte Volumenvergrößerung der denervierten Milz gegenüber Kontraktion der normalen Milz. Niedrigere Temperaturen rufen hingegen in beiden Fällen Kontraktion hervor. — Die Tuscheblockade des R. E. S. bringt beim Kaninchen eine Verminderung des natürlichen Widerstandes gegen Abkühlung mit sich (Patsouri [1937]). Auch Parin und Tschernigowsky [1937] berichten über den Einfluß thermischer Reize auf die Milz. Bei akuter örtlicher Einwirkung von Wärme auf die Haut ließen sich an der Hunde- und Katzenmilz drei ineinander übergehende Reaktionsfolgen feststellen: 1. eine erhebliche, aber noch kurzdauernde Zusammenziehung, 2. eine Vertiefung des Rhythmus, 3. eine sich langsam entwickelnde tonische Zusammenziehung. Bei Kälteanwendung tritt nur ein zeitweises Aussetzen des Rhythmus auf. Diese Volumenveränderungen fehlen nach Denervierung der Milz, und sind daher wohl nervösen Ursprungs. Die Autoren vermuten, daß solche durch thermische Einflüsse bedingte Milzkontraktionen geeignet sind, das Herz-Gefäß-System an die Schwankungen der Außentemperatur anzupassen und so eine Rolle im Prozeß der Wärme-regelung zu spielen (vgl. weiteres bei Tscheringowsky und Kellman [1940]). — Wenn auch nicht alle diese Befunde ohne weitere Prüfung auf die Milz bezogen werden dürfen, so weisen doch andere unmittelbar auf sie hin. — Abschließend möchte ich nur als bemerkenswert anführen, daß die Hormone zweier wesentlich bei der Wärme-regelung beteiligter endokriner Drüsen, der Schilddrüse und der Nebenniere, bekanntlich starke entspeichernde Milzkontraktionen auslösen.

Es ergibt sich aus dieser Sachlage eine Reihe von morphologischen, experimentell zu bearbeitenden Fragen, deren Lösung zur weiteren Klärung der Beziehungen zwischen Bau und Funk-

tion der Milz unerlässlich ist; insbesondere was das Problem des Milzgewichtes angeht. Vor allem ist zu klären, ob und wie verschiedene Außentemperaturen auf die Milzdifferenzierung bei heranwachsenden Tieren einwirken, ob sich dabei Stoffwechsel- und Speichermilz grundsätzlich oder nur gradweise verschieden verhalten, ob dieses Verhalten sich mit dem Befunde nach Lauftraining deckt, oder von ihm verschieden ist. Die Beantwortung der letzten Frage könnte entscheiden, ob man die Ausdifferenzierung der Speichermilz nach Lauftraining im Rahmen der Wärme-regelung betrachten darf, oder in sich selbstständig werten muß. Es steht dabei zu erwarten, daß die Beantwortung solcher Fragen auch neue Ausgangspunkte für eine noch ausstehende Erforschung der quantitativen und qualitativen Anatomie des Pfortadergebietes liefern wird, auf die ich andeutungsweise bereits früher hinwies (1937).

Zur Lösung der gestellten Fragen führte ich zunächst die im folgenden Abschnitt kurz beschriebenen Temperaturversuche durch, deren Ergebnisse in dieser Arbeit mitgeteilt, und, soweit möglich, erläutert und ausgewertet sind.

Material und Methode

Verschiedene Würfe junger Tiere mit Speichermilz (Hunde, Katzen) und mit Stoffwechselmilz (Kaninchen) zog ich in je einem Winter- und Sommerversuch bei verschiedenen Außentemperaturen auf. Die Tiere erwarb ich etwa je drei Wochen vor Versuchsbeginn und hielt sie unter gleichen Bedingungen. Vor dem Versuch und auch während des Versuches bis zu seinem Ende waren insbesondere die Nahrungs- und Beleuchtungsbedingungen für alle Tiere dieselben. Auch vor Luftzug und Nässe wurden alle Tiere gleichmäßig sorgfältig geschützt. Die Nahrung schloß jedwegen Mangel aus, was besonders hervorgehoben werden soll, beobachtete doch Goldammer [1939] an weißen Mäusen bei B_1 -Avitaminose ein beträchtliches Absinken des Milzgewichtes, das sich durch B_1 -Injektionen beheben ließ. Die Gewichtsveränderung der Milz war dabei durch Zu- bzw. Abnahme des Lymphgewebes verursacht, das bekanntlich besonders fein und vielseitig auf verschiedene Einflüsse reagiert (vgl. dazu Glimsted 1936 und Hoepke 1931, 1932). Auch Tietze [1926] hebt die Abhängigkeit des Milzgewichtes u. a. von der Nahrung bei der weißen Maus hervor. Die Hunde und Katzen wurden mit rohem und gekochten Fleisch, Brot, Speiseresten gefüttert; die Hunde erhielten dazu Knochen, die Katzen öfter Milch und Ei. Hunde wie Katzen bekamen einmal wöchentlich dosierte Gaben von Vogan, Betaxin und Vigantol. Die Kaninchen fraßen Rüben, Hafer, Grünzeug, Gemüse-abfälle.

Die zweiwöchentlich zu gleicher Stunde vorgenommene Gewichtskontrolle ergab eine ziemlich gleichmäßig schnelle und ungestörte Entwicklung bei allen Tieren. Ein Einfluß der Außentemperatur auf die Gewichtszunahme konnte nicht eindeutig ermittelt werden, wenn auch die in der Winterkälte aufgewachsenen Tiere eher etwas stärkere Gewichtszunahmen aufwiesen, als die in der Wärme gehaltenen Geschwister.

Die Hunde wurden sofort, und auch während der Versuchsdauer ganz kurz angeleint, so daß keine stärkeren körperlichen Bewegungen möglich waren. Die Katzen zog ich in sehr sauber gehaltenen Holzkästen von 40 : 60 cm Bodenfläche, die Kaninchen wurden in gleichen Kästen, oder in etwa gleichgroßen gemauerten Ställen gehalten. In jedem Falle war somit die mögliche körperliche Bewegung so geringfügig, daß ihr Einfluß auf die Milzdifferenzierung bei der Beurteilung der Ergebnisse sicher vernachlässigt werden kann.

Ich führte einen Winter- und einen Sommerversuch durch. Am Winterversuch waren ein Wurf Hunde (2 Tiere), ein Wurf Katzen (2 Tiere) und ein Wurf Kaninchen (3 Tiere) beteiligt. Die nähere Benennung der Tiere ist aus Tabelle 1 zu ersehen. Die Katzen und Kaninchen waren, als ich sie kaufte, gerade entwöhnt; die Hunde etwa drei Monate alt und bis dahin im Freien auf einem Gehöft gezogen. Der Versuch dauerte für die Katzen und Kaninchen 16 Wochen, für die Hunde 8 Wochen. Während dieser Zeit und auch schon einige Tage vorher wurde je ein halber Wurf (ein Hund, eine Katze, ein Kaninchen) im gleichmäßig geheizten Stall gehalten, die andere Hälfte der Würfe (ein Hund, eine Katze, zwei Kaninchen) draußen im Hof der wechselnden Wintertemperatur ausgesetzt. In dem strengen Winter und in rauher Höhenlage von rund 700 m, wurden so zwischen Stall und Hof ganz ansehnliche Temperaturunterschiede gemessen. Die Außentemperatur wurde zweimal täglich, frühmorgens und spätnachmittags, zu immer gleicher Zeit gemessen. Die auf dieser Grundlage ermittelte durchschnittliche tägliche Temperaturdifferenz zwischen Hof und Stall betrug rund 20°. Die durchschnittlichen Tagesschwankungen betrugen im Stall $\pm 1,1^\circ$, im Hof $\pm 2,6^\circ$. Die größte Tagesschwankung erreichte draußen 11°. Die durchschnittliche Tagestemperatur betrug im Stall 21,2°, im Hof 1,9°.

Die Hunde wurden nach achtwöchiger Versuchsdauer nach Betäubung durch Kopfschlag aus den Karotiden durch langsames Entbluten getötet, die Kaninchen und Katzen nach sechzehn Wochen langem Versuch ebenso. Durch diese Art der Tötung wird der Einfluß des wechselnden Blutgehaltes auf das Milzgewicht ausgeschaltet (wie in allen bisherigen Versuchsreihen; vgl. z. B. [1937]), der Blutgehalt der Milz zu einem sehr geringen konstanten, zu vernachlässigenden, gemacht. Damit war auch hier wieder die unerlässlichste Vorbedingung für eine genauere quantitative Untersuchung der Milz gegeben. Nach der Tötung wurde der Inhalt des Verdauungsapparates vom vorher ermittelten Lebendgewicht abgezogen. Die Menge des vorher abgeflossenen Blutes dagegen wurde vernachlässigt. Die ermittelten absoluten und relativen Organgewichte sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Den Sommerversuch führte ich ebenso wie den Winterversuch durch. Er dauerte 11 Wochen. An ihm waren beteiligt: ein Wurf Katzen (2 Tiere), die bei Versuchsbeginn 4,6 Monate alt waren; ein Wurf Katzen (2 Tiere), bei Beginn 4,3 Monate alt; ein Wurf Kaninchen (3 Tiere), bei Beginn 4,9 Monate alt. Je ein Tier jedes Wurfes (von den Kaninchen zwei) hielt ich während der Versuchsdauer im Hof in Kästen, die Geschwistertiere jedes Wurfes ebenso im Stall.

Die zwischen Hof und Stall gemessenen Temperaturunterschiede waren natürlich wesentlich geringer als im Winter. Der durchschnittliche tägliche Temperaturunterschied zwischen Hof und dem jetzt ungeheizten Stall betrug nur rund 2°. Die durchschnittliche Tagesschwankung war im Hof mit $\pm 4,6^\circ$ höher als im Stall, wo sie nur $0,6^\circ$ betrug. Im Hof herrschte eine Durchschnittstemperatur von $18,5^\circ$, im Stall eine solche von $16,4^\circ$. Zur Beendigung des Versuches wurden alle Tiere in der gleichen Weise wie die Wintertiere getötet. Für die ermittelten Organgewichte vgl. Tabelle 2.

Fixierung, Einbettung, Färbung: Formol, Zenker; Eisenreaktion nach Tirmann und Schmelzer am formolfixierten Gefrierschnitt; Hämalaun-Mayer-Eosin; panoptische Färbung nach Pappenheim für Schnitte; Azanfärbung; Hämalaun-Orcein; Einbettung nach der Methylbenzoat-Celloidin-Methode von Péterfi unter Verwendung von Chloroform statt des Benzols.

Über die hier wieder zur Anwendung gelangte quantitative Methodik zur Untersuchung der Milz differenzierung berichtete ich schon früher (siehe 1937 und 1939).

Hauptteil

a) Das Verhalten der Organgewichte im Temperaturversuch, verglichen mit dem nach Körpertreining

Systematische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Organgewichte, insbesondere des Milzgewichtes, von der Außen temperatur liegen bisher nicht vor. Lediglich Romeis (1923) beschreibt bei weißen Mäusen, die zufällig monatelang bei $30-34^\circ\text{C}$ in einem Käfig an einem Heizrohr gestanden hatten, unmittelbar nach der Hitzeeinwirkung eine stark verkleinerte Milz, die sich aber nach Aufhören der Hitzeeinwirkung allmählich wieder zur Norm vergrößert. Sonst widmet Romeis ebenso wie Hett (1923), der Hausmäuse erhöhten Temperaturen ausgesetzt, seine Aufmerksamkeit wesentlich der veränderten Histologie der Milz, die freilich teilweise die Grundlage für die Gewichtsveränderung abgeben dürfte.

Schon wegen des Fehlens jeder Vergleichsmöglichkeit erscheint es daher notwendig, das Verhalten der Gewichte der wichtigsten

Organe unter dem Einfluß niedriger Außentemperatur als neuen Befund kurz mitzuteilen. Daneben nimmt die Milz auch hier wieder eine schwer zu deutende Sonderstellung ein, die nur im Rahmen des Vergleiches mit den übrigen Organen richtig eingeschätzt werden kann. Hier und da kann der Vergleich erweitert werden durch die Einbeziehung und Berücksichtigung der Organgewichte meiner im Laufen trainierten Hunde und Kaninchen (vgl. auch 1941 und 1947). Es zeigt sich dabei, daß die Organgewichte im Temperatur- und Trainingsversuch nicht immer parallel verändert werden. Im ganzen läßt sich so vor allem gut übersehen, ob und wie die Organgewichte des jungen wachsenden Organismus durch experimentelle Wachstumsreize beeinflußt werden. Die im Sommer- und Winterversuch ermittelten absoluten und relativen Organgewichte sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengestellt.

Insbesondere zur Entscheidung der Frage, ob die Erfordernisse der Wärmeregelung, oder aber die körperliche Arbeit die Organgewichte heranwachsender Tiere stärker beeinflußt, habe ich in der Tabelle 3 die absoluten und relativen Organgewichte von 12 rassereinen Schäferhunden (4 Würfe), von denen einer im Schnellauf, acht im Dauerlauf trainiert waren, drei als untrainierte Vergleichstiere dienen, den Ergebnissen des Winter- und Sommertemperaturversuches gegenübergestellt. Wesentlich erweitert wird dieser Vergleich noch durch die Einbeziehung der Organgewichte von 19 reinrassigen Russenkaninchen (vgl. Tabelle 4), von denen 12 in zwei Versuchsreihen im Dauerlauf trainiert wurden, sieben als nichttrainierte Vergleichstiere gehalten wurden. Die Organgewichte der trainierten Hunde und Kaninchen habe ich auch schon in früheren experimentellen Arbeiten aufgeführt (vgl. 1939 und 1941), ohne sie aber, abgesehen vom Körper-, Herz- und Milzgewicht, einer kurzen Untersuchung und Deutung zuführen zu können, weil damals jede Vergleichsmöglichkeit mangelte. Hier sollen jetzt außer dem Herzen und der Milz, die im folgenden Kapitel genauer abgehandelt werden, die Gewichtsveränderungen der Hauptorgane nach Temperatur- und Trainingseinfluß gegenübergestellt und gegeneinander abgewogen werden.

Zu viel darf man trotz des jeweils hervorragenden Tiermaterials von einem solchen Vergleich nicht erwarten. Dafür ist einmal die Zahl von nur je sieben an den Temperaturversuchen beteiligter Tiere zu gering. Dann auch lassen sich die trainierten Hunde eigentlich nur mit den beiden Hunden des Wintertemperaturversuches, höchstens auch noch mit den beiden Winterkatzen, nicht aber, oder nur mit großer Vorsicht, auch mit den drei Winterkaninchen vergleichen. Die Reihenregel muß dabei streng angewendet, jeder Fall für sich gedeutet werden. Ein bindender Schluß ist nur bei Übereinstimmung einiger gleichgelagerter Fälle zu ziehen. Über die Handhabung der Reihenregel äußerte ich mich schon früher [1937].

Speziell ist bei diesem Vergleich zu berücksichtigen, daß das Lauftraining der Hunde ein hartes war, und jeweils fünf bis sieben Monate währe (vgl. 1937, 1939), der Temperaturversuch dagegen nur höchstens sechzehn Wochen mit — an Naturbedingungen gemessen — nur mäßigen Anforderungen an die wärmeregelnden Mechanismen des Körpers lief. Die Beachtung dieses Umstandes erschwert wohl den Vergleich, wenn auch andererseits für die einzelnen Würfe verschiedenen Alters Training und Temperaturversuch verschieden lange dauerten, und damit gewissermaßen Zwischenresultate aufgetreten sind, die die kleinste und stärkste Reaktion logisch miteinander verknüpfen. Bei der Besprechung der Milzdifferenzierung nach Körpertraining wies ich auf diesen nützlichen Umstand bereits schon einmal hin [1939]. Die Hundewürfe 1 und 2 der Tabelle 3 eignen sich am besten zum Vergleich, weil alle nichttrainierten Vergleichstiere ihnen angehören; während die Tiere der Würfe 3 und 4 dagegen keine nichttrainierten Geschwister besitzen.

Verglichen mit den Bedingungen in der freien Natur, unter denen neben der niedrigen Temperatur auch noch der Wind, die Nässe und mangelnde Unterkunft sehr verschärfend wirken können, stellte der vorgenommene Wintertemperaturversuch sicher nur bescheidene Anforderungen an die wärmeregelnden Vorgänge des Körpers der Versuchstiere. Eine so große Beeinflussung der Organgewichte, insbesondere des Herzgewichtes, wie sie Stieve (1938) unter natürlichen Bedingungen fand, ist hier deshalb, und auch wegen der Kürze des Versuches nicht zu erwarten. Jedoch ist der gewählte Temperaturunterschied zwischen Hof und Stall für die draußen gezogenen Tiere ein starker natürlicher Wachstumsreiz gewesen, dessen Wirksamkeit sich schon am Fellgewicht (das überhaupt als Indikator für die Wirksamkeit des Temperaturunterschiedes als Wachstumsreiz gelten kann) zeigt. Das relative Fellgewicht ist bei allen Kältetieren deutlich höher als bei den Wärmetieren des Winterversuches (vgl. Tabelle 1); und das trotz der Kürze der Versuchsdauer von nur einigen Wochen. Insbesondere gilt dieser Befund in gleichem Ausmaße auch für die beiden Hunde, die nur halb so lange im Versuch waren wie die Katzen und Kaninchen. Daraus geht jedenfalls hervor, daß die Anpassung des Felles als mechanischer Kälteschutz an niedrige Außentemperaturen durch echtes Wachstum (Verdickung, Verdichtung des Haarkleides) in wenig Tagen bzw. Wochen schnell erfolgt, eine spätere Gewichtszunahme dagegen langsam bis zu einem endgültigen Gipfelpunkt kulminieren dürfte.

Gemäß der Hessischen Reihenregel dürfte man unter sonst gleichen Bedingungen bei allen kleineren Tieren ein relativ grö-

Beres Fellgewicht erwarten als bei den größeren. Hier aber haben unter der Temperatureinwirkung selbst die größeren Kältetiere nicht nur absolut, sondern auch relativ schwerere Felle als die kleineren Stalltiere. Dafür vergleiche man die beiden Katzen und die Kaninchen groß kalt und Kaninchen warm in Tabelle 1, insbesondere aber die beiden Hunde. Der erheblich größere und schwerere Kältehund, der unter gleichen Bedingungen ein relativ viel leichteres Fell haben müßte als sein kleineres Geschwister, hat ein nicht nur absolut, sondern sogar auch relativ höheres Fellgewicht; wenn auch die Differenz zwischen den beiden Fellen nicht so groß ist wie bei den Katzen und Kaninchen. Dafür waren diese auch doppelt so lange im Versuch, und außerdem bestehen zwischen den Geschwistern lange nicht so große Gewichtsunterschiede im Körpergewicht wie bei den beiden Hunden (vgl. Tab. 1). Bei dieser Betrachtung ist auch berücksichtigenswert, daß die Hunde bei Versuchsbeginn relativ jünger waren als die Katzen und Kaninchen, und daher auf Wachstumsreize wohl noch stärker reagierten als diese. Abgesehen von der Speichermilz der Hunde und Katzen, die deshalb auch eine besondere Besprechung erfordert, hat ausweislich der Tabelle 1 kein Organ oder Körperteil an Gewicht so stark und gleichmäßig zugenommen wie das Fell. Es kann daher, wie oben schon betont, als besonders feiner Maßstab für die physiologische Wirksamkeit von experimentellen Temperaturunterschieden genommen werden. Die natürliche Zunahme des Fellgewichtes und der Haardichte im Winter ist ja unbestritten. Das vorliegende Experiment rückt die in der Natur möglichen Gewichtszunahmen nur in das richtige Licht und läßt deren in Abhängigkeit von den Bedingungen mögliches, doch wohl recht großes Ausmaß besser abschätzen. Es ist als sicher anzunehmen, daß die Gewichtsvermehrung nicht nur auf der größeren Haardichte, sondern daneben auch auf der kollagenen Verstärkung des Coriums beruht. Das besonders feine Ansprechen des Felles ist ja physiologisch ohne weiteres verständlich. Die physikalischen Möglichkeiten der Wärmeregulation werden bei erhöhten Anforderungen eben zuerst erschöpft, bevor die chemischen, auf einer Erhöhung des Umsatzes beruhenden, die bei wachsenden Tieren zu einer echten Wachstumszunahme verschiedener Organe führen, einsetzen.

Die Tiere des Sommerversuches verhalten sich bzgl. des Fellgewichtes ganz anders, bieten gewissermaßen die negative Be-

Tabelle 1 Absolute und relative (in Prozenten des Körpergewichtes)

	Hund ♂	kalt	Hund ♀	warm	Katze ♂	kalt
	g	%	g	%	g	%
Lebendgewicht (Magen-Darm- inhalt abge- zogen)	7600		5380		1705	
Herz	55,10	0,725	41,36	0,769	8,89	0,522
Milz	12,24	0,161	6,42	0,119	3,94	0,231
Leber	208,0	2,73	148,0	2,75	49,64	2,81
Lungen	64,48	0,848	48,60	0,903	17,98	1,05
Nieren	39,52	0,520	22,70	0,422	10,62	0,552
Fell	1200	16,3	840,0	15,6	305,0	17,8
Rumpf (ohne Fell und Kopf)	4460	58,68	3070	57,06	960,0	56,30
Kopf	560,0	7,36	410,0	7,62	119,0	6,97
Fett	217,0	2,85	163,0	3,02	76,5	4,79
Magen-Darm- kanal	360,0	4,74	280,0	5,20	90,0	5,27

Tabelle 2 Absolute und relative (in Prozenten des Körpergewichtes)

	♀ Katze groß	Hof	♂ Katze groß	Stall	♂ Katze klein	Hof
	g	%	g	%	g	%
Lebendgewicht (Magen-Darm- inhalt abge- zogen)	1310		1373		1037	
Herz	5,49	0,419	6,19	0,451	4,70	0,453
Milz	2,47	0,188	2,17	0,158	1,59	0,153
Leber	38,15	2,91	38,97	2,83	34,92	3,37
Lungen	8,84	0,675	9,39	0,683	8,04	0,775
Nieren	8,25	0,629	9,10	0,662	7,45	0,718
Fell	239,0	18,2	231,0	16,9	174,0	16,2
Rumpf (ohne Fell und Kopf)	735,0	55,95	760,0	55,35	517,0	49,84
Kopf	127,5	9,19	129,7	9,48	126,9	12,23
Fett	27,10	2,68	33,25	2,42	27,72	2,67
Magen-Darm- kanal	59,48	4,61	80,22	5,83	83,80	8,08

Organgewichte der am Wintertemperaturversuch beteiligten Tiere

Katze ♂	warm	Kaninchen ♂	groß kalt	Kaninchen ♀	klein kalt	Kaninchen ♀ warm	
g	%	g	%	g	%	g	%
1560		2480		2120		2520	
7,73	0,459	5,72	0,231	4,87	0,219	5,07	0,201
2,94	0,188	0,82	0,0331	0,66	0,0311	0,80	0,0317
41,05	2,63	68,38	2,76	59,18	2,79	64,50	2,56
10,23	0,656	13,10	0,528	9,76	0,460	11,52	0,457
8,34	0,534	15,19	0,612	12,38	0,584	13,40	0,531
260,0	16,8	345,0	13,9	280,0	13,2	320,0	12,7
900,0	57,69	1520	61,29	1310	61,79	1530	60,71
128,0	8,20	154,2	6,22	152,5	7,14	144,0	5,71
73,0	4,68	141,5	5,71	76,20	3,59	88,0	3,49
60,0	3,85	200,0	8,06	180,0	8,49	205,0	8,16

Organgewichte, der am Sommertemperaturversuch beteiligten Tiere

Katze Stall klein	♂ Kaninchen Hof groß	♂ Kaninchen Hof klein	♀ Kaninchen	Stall	
g	%	g	%	g	%
974,0	1940	1752	2164		
5,47	0,563	6,00	0,307	5,20	0,291
1,65	0,169	0,82	0,0422	1,08	0,0616
30,87	3,16	57,85	2,98	67,12	3,80
8,69	0,892	8,59	0,443	9,82	0,561
7,90	0,811	10,96	0,565	11,85	0,699
168,0	17,2	272,0	14,0	252,0	14,3
500,0	51,33	119,0	61,01	1040	60,05
89,31	9,17	124,50	6,42	109,55	6,32
14,28	1,47	51,62	2,66	21,20	1,21
93,01	9,55	159,20	8,26	161,50	9,22
				190,50	8,76

stätigung der gegebenen Deutung des Winterversuches. Im Sommer waren der durchschnittliche Temperaturunterschied zwischen Hof und Stall, wie auch die durchschnittlichen Temperaturschwankungsunterschiede so gering, daß sie offenbar als Wachstumsreiz unterschwellig geblieben sind. Sofort (vgl. Tabelle 2) ist ersichtlich, daß der ordnende Einfluß der Temperaturunter-

Tabelle 3

Absolute und relative Organgewichte rassereiner junger deutscher Schäferhunde

S = 7 Monate im Schnellauf trainierter Hund;

D = 5—7 Monate im Dauerlauf trainierter Hund;

V = untrainiertes Geschwistertier.

	1. Wurf							
	Hund 1 S		Hund 2 D		Hund 3 V		Hund 4 D	
	g	%	g	%	g	%	g	%
Alter	12 Monate							
Lebendgewicht (Magen-Darminhalt abgezogen)	24700		22050		26200		26300	
Herz	235	0,95	210	0,95	212	0,81	217	0,83
Milz	64	0,26	50	0,23	52	0,20	50	0,19
Leber	486	1,96	553	2,52	450	1,72	689	2,63
Lungen	338	1,37	275	1,24	275	1,05	230	0,88
Nieren	104	0,42	94	0,43	90	0,34	104	0,40
Magen-Darmkanal	—		—		—		—	
	2. Wurf							
	Hund 5 D		Hund 6 V		Hund 7 D		Hund 8 V	
	g	%	g	%	g	%	g	%
Alter	12 Monate							
Lebendgewicht (Magen-Darminhalt abgezogen)	21200		20550		24568		29948	
Herz	207	0,99	155	0,81	231	0,94	237	0,79
Milz	42	0,20	31	0,162	35,5	0,143	47	0,157
Leber	703	3,35	298	1,55	675	2,75	685	2,28
Lungen	190	0,91	172	0,90	203	0,83	—	
Nieren	93	0,44	71	0,37	99	0,40	120	0,40
Magen-Darmkanal	970	4,62	825	4,30	1277	5,18	1188	3,98

Tabelle 3 (Fortsetzung)

	3. Wurf				4. Wurf				
	Hund 9 D	g	%	Hund 10 D	Hund 11 D	g	%	Hund 12 D	g
Alter	9 Monate				9 Monate				
Lebendgewicht (Magen-Darminhalt abgezogen)	26935			27297		20642		18425	
Herz	187	0,70		222	0,82	211	1,026	171	0,925
Milz	43,5	0,16		48	0,176	45	0,219	40	0,217
Leber	650	2,41		585	2,14	480	2,33	420	2,28
Lungen	287	1,07		288	1,06	246	1,197	180	0,977
Nieren	97,5	0,36		90	0,33	83,5	0,41	80	0,43
Magen-Darmkanal	1114	4,14		1081	3,97	894	4,34	855	4,63

schiede auf das Fellgewicht fehlt. Dabei bieten die beiden Katzenwürfe, da sie ja zwei fast gleich schwere Tiere umfassen, nach der Reihenregel besonders gute Vergleichsmöglichkeiten. Aber beide Würfe verhalten sich entgegengesetzt: bei den größeren Katzen hat das Hoftier, bei den kleineren das Stalltier das größere relative Fellgewicht. In diesem scheinbar entgegengesetzten und als Experimentalwirkung nicht erklärbaren Befund drückt sich offenbar eine von vornherein gegebene konstitutionelle Verschiedenheit der beiden Würfe aus. Ebenso erklärt sich wohl wesentlich auch das höhere relative Fellgewicht der beiden größeren Katzen. Dagegen lassen die Felle der drei Kaninchen, die je 200 g Körpergewichtsunterschied aufweisen, die reine Reihenregel klar hervortreten (Tabelle 2), somit beweisend, daß der geringe experimentelle Temperaturunterschied als Reiz unterschwellig blieb. Diese Feststellung ist als Grundlage für die Beurteilung der Organ- und Körperteilgewichte u. U. nicht unwichtig. Monatelanges Lauftraining beeinflußt bei Hunden und Kaninchen das Fellgewicht nicht.

Wenn auch aus Tabelle 1 ohne weiteres ersichtlich und erreichbar ist, daß im Winterversuch kein Organ eine auch nur annähernd so starke Gewichtsvermehrung aufzuweisen hat wie die Speichermilz der Hunde und Katzen, so haben sich doch die einzelnen Organe zum mindesten graduell verschieden verhalten.

Zunächst haben alle Kälteiere deutlich höhere absolute und relative Nierengewichte als die Vergleichstiere desselben Wurfes.

Tabelle 4. Absolute und relative Organgewichte

L = monatelang im Laufen trainiertes Tier; V = nicht trainiertes Vergleichstier.

	1. Versuchsreihe, Dauerlauf											
	Kaninchen 1		Kaninchen 2		Kaninchen 3		Kaninchen 4					
	V	%	V	%	L	%	L	%				
Alter:	17 Monate			12 Monate			14 Monate			14 Monate		
Lebendgewicht (bei den Tieren 10—19 ist der Magen-Darminhalt abgezogen)	1740			1610			1940			1730		
Herz	3,8	0,218		3,89	0,241		4,30	0,220		4,42	0,256	
Milz	0,52	0,0299		0,47	0,0290		0,40	0,0205		0,30	0,0173	
Leber	55,0	3,16		56,0	3,48		47,5	2,45		31,0	1,82	
Lungen	15,8	0,98		8,37	0,52		12,25	0,63		22,12	1,28	
Nieren	10,5	0,60		9,5	0,59		11,0	0,57		10,5	0,61	
Leerer Magen-Darmkanal	—		—	—	—		—	—	—	—	—	
2. Versuchsreihe, Dauerlauf												
	Kaninchen 10		1. Wurf				2. Wurf					
	V	%	Kaninchen 11	V	Kaninchen 12	L	Kaninchen 13	V	Kaninchen 14	L		
	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%		
Alter:	13 Monate			14 Monate			15 Monate					
Lebendgewicht (bei den Tieren 10—19 ist der Magen-Darminhalt abgezogen)	1102		1624		1480		1383		1275			
Herz	2,57	0,233	3,48	0,214	4,31	0,291	2,97	0,215	2,94	0,230		
Milz	0,32	0,0290	0,53	0,0327	0,51	0,0344	0,43	0,0311	0,33	0,0259		
Leber	24,42	2,21	36,51	2,25	39,01	2,63	32,65	2,36	33,87	2,66		
Lungen	9,83	0,89	13,21	0,82	11,76	1,21	8,77	0,63	12,94	1,15		
Nieren	7,64	0,69	9,64	0,59	10,96	0,74	9,37	0,67	9,61	0,75		
Leerer Magen-Darmkanal	89,0	8,07	127,0	7,82	113,0	7,63	120,0	8,68	110,0	8,63		

Insbesondere das relative Nierengewicht des kalten Hundes ist mit 0,520 % des Körpergewichtes so bedeutend höher als das nur 0,422 % betragende des noch dazu viel kleineren in der Wärme gezogenen Geschwisters, daß keiner der monatelang trainierten Dauerläufer, selbst im Vergleich mit den fast gleichgewichtigen Kontrolltieren (Tabelle 3: 1. Wurf: Hund 4 — Hund 5; 2. Wurf: Hund 5 — Hund 6) dieses Gewichtsplus erreicht. Hund 1, der Schnellläufer, muß hier vergleichweise ausfallen, da er gleichzeitig dem Trainings- und Temperatureinfluß unterstand. Ein kurzer und mäßiger Kältereiz führt demnach beim Hunde zu einem stärkeren Nierenwachstum als selbst monatelange harte

ssereiner Russenkaninchen verschiedenen Alters

inling 18 bis 22 Wochen

Kaninchen 5		Kaninchen 6		Kaninchen 7		Kaninchen 8		Kaninchen 9	
L	%	L	%	L	%	L	%	L	%
14 Monate		12 Monate		11 Monate		19 Monate		17 Monate	
1700		1620		1620		1580		1550	
4,05	0,238	4,55	0,281	3,87	0,226	4,05	0,256	3,72	0,240
0,22	0,0129	0,49	0,0302	0,21	0,0139	0,20	0,0126	0,56	0,036
46,5	2,73	61,5	3,80	42,7	2,64	57,5	3,64	36,5	2,35
13,05	0,76	8,15	0,50	10,65	0,66	20,0	1,26	11,25	0,72
10,0	0,59	9,5	0,59	9,88	0,61	11,5	0,72	10,5	0,69
—		—		—		—		—	

inling bis 28 Wochen

Kaninchen 15		3. Wurf		Kaninchen 17		4. Wurf		Kaninchen 19	
V	%	L	%	L	%	V	%	L	%
12 Monate		13 Monate		12 Monate		13 Monate		13 Monate	
1385		1276		1325		1194		1311	
3,41	0,246	3,31	0,259	3,66	0,279	2,99	0,250	3,28	0,250
0,70	0,0505	0,58	0,0462	0,52	0,0392	0,43	0,0360	0,42	0,0320
37,21	2,69	33,13	2,59	33,71	2,54	34,01	2,85	31,94	2,43
8,21	0,59	8,24	0,65	8,13	0,67	9,65	0,81	9,31	0,71
10,54	0,76	9,23	0,72	9,92	0,75	10,40	0,87	10,52	0,80
117,0	8,44	114,0	8,94	110,0	8,30	100,0	8,38	107,0	8,16

Laufarbeit im gleichtemperierten Stall. Diese wahrscheinlich durch eine echte Hypertrophie bedingte Gewichtsvermehrung ist offenbar die Folge der durch den in der Kälte erhöhten Stoffumsatz bedingten vermehrten Schlackenausscheidung. Bei den Nieren war die kalte Temperatur jedenfalls so bedeutend als Wachstumsreiz wirksam, daß entgegen der wirksamen Reihenregel der größere Hund, die größere Katze, das größere Kaninchen nicht nur absolut, sondern auch relativ schwerere Nieren haben (Tabelle 1). In diesem Verhalten drückt sich schon unter Normalbedingungen die insbesondere aus pathologischen Befunden bekannte Anpassungsfähigkeit des Nierenparenchyms an die erhöhte Ausschei-

dungsaufgabe aus. Im Sommerversuch (vgl. Tabelle 2) verhält sich das Nierengewicht nicht einheitlich; bei den Kaninchen ist hier offenbar die Reihenregel wirksam.

Nach Dauerlauftraining nimmt bei Hunden das Nierengewicht deutlich absolut und relativ zu (vgl. Tabelle 3). Da aber durch den kurzen Temperaturversuch im Winter ebenso bedeutende Gewichtsvergrößerungen erzielt werden konnten wie durch langes Training, kann man annehmen, daß der Temperaturunterschied für die Niere einen wissameren Wachstumsreiz darstellt als die körperliche Arbeit. Auch bei im Laufen trainierten Kaninchen scheint das relative und absolute Nierengewicht im ganzen erhöht, wenn auch lange nicht so durchgängig und eindeutig wie bei den Hunden (vgl. Tabellen 3 und 4). Es ist aber berücksichtigenswert, daß die Kaninchen keine Lauftiere sind, und nur schwer zu einer bedeutenderen Laufleistung zu bringen waren (vgl. auch Hoffmann 1938).

Die Zunahme des Lebergewichtes bei den Kältetieren ist wesentlich geringer als die der Nieren. Die Leber ist zwar bei der kalten Katze und den kalten Kaninchen absolut und relativ schwerer als bei den warmen Geschwistertieren, nicht aber auch beim Hund (Tabelle 1). Hier besteht fast Gleichheit des relativen Gewichtes. Aber obwohl hier das Kältetier zwar nur die absolut, nicht auch relativ schwerere Leber hat, ist doch bei der Kürze der Versuchsdauer und dem großen Gewichtsunterschied der beiden Hunde beim Kältehund ein so hohes Lebergewicht nach der Reihenregel nicht zu erwarten. Es ist bei dieser Betrachtung sicher auch als vergrößert zu werten. Nur haben es der Körpergewichtsunterschied und die Kürze des Versuches nicht zugelassen, daß das relative Lebergewicht des Kältetieres das des Wärm tieres „schon“ erreichte, oder, wie bei den übrigen länger im Versuch befindlichen Tieren, auch übertrumpfte. Mit dieser Erklärung steht gut im Einklang, daß die Leber an und für sich nicht so stark reagiert wie die Niere. Im Sommerversuch sind zwischen Hof- und Stalltieren keine eindeutigen Unterschiede des Lebergewichtes feststellbar (Tabelle 2).

Ob die Gewichtszunahme der Kälteleber auf hyperplastischem Wachstum, oder, wie bei meinen im Dauerlauf trainierten Hunden (vgl. 1937, 1939), wesentlich auf Glykogenanlagerung beruht, habe ich, als außerhalb meiner Fragestellung liegend, nicht entschieden. Somit können auch die möglichen Ursachen des größeren Lebergewichtes nicht näher erörtert werden. Dazu kommt, daß wirklich einwandfreie vergleichende Gewichtsbestimmungen der Säugerleber bisher kaum vorliegen, besonders nicht aus letzterer Zeit. Daher fehlen Vergleichsmöglichkeiten völlig. Vergleichende Lebergewichtsbestimmungen sind schwierig, und

vor allem nur unter Ausschaltung des mengenmäßig stark wechselnden Blutgehaltes möglich. Daneben müssen solche Versuchstiere ganz gleich und zu gleicher Zeit ernährt und getötet werden, denn der Tagesrhythmus der Leber könnte wohl ihr Gewicht beeinflussen. Diese Momente — mit alleiniger Ausnahme des wechselnden Blutgehaltes — wurden bei Lebergewichtsbestimmungen weder hier noch andernorts berücksichtigt. Darum sind die vorliegenden Angaben der Autoren nicht gut vergleichbar.

Stärkste Lebergewichtszunahmen lassen sich bei im Dauerlauf und Schnellauf trainierten Hunden erzielen (vgl. 1937 und Tabelle 3). Die Gewichtsvermehrung zeigt sich dabei deutlich von der absoluten körperlichen Leistung abhängig, nicht (wie z. B. die Gewichtsvermehrung der Milz) von der Leistung in der Zeiteinheit. Die schwerere Leber der Läufer beruht auf stärkster Anlagerung von Glykogen, das als Brennstoff für den Bewegungsapparat aufgestapelt wird. So erklärt sich die große Abhängigkeit des Lebergewichtes der Laufhunde von der absoluten Leistung, wobei die Zeit, in der diese Leistung vollbracht wird, keine Rolle spielt. Wenn die Gewichtsvermehrung der Läuferleber außer durch Glykogenanlagerung noch wesentlich durch eine echte Hyperplasie oder Hypertrophie des Lebergewebes selbst mitbedingt wäre, müßte das Lebergewicht sich wohl stärker in Abhängigkeit von der körperlichen Leistung in der Zeiteinheit zeigen. Das aber ist wohl nicht der Fall. Trainierte Kaninchen haben kein erhöhtes Lebergewicht (vgl. Tabelle 4) wie trainierte Hunde. Auch hier wieder muß berücksichtigt werden, daß Kaninchen keine Läufer sind, und daher im Laufen auch nicht so trainiert werden können wie Hunde.

Die Lungen verhalten sich im Temperaturversuch gewichtsmäßig etwa wie die Leber. Die draußen gezogenen Katzen und Kaninchen besitzen die absolut und relativ größeren Lungen. Beim draußen gezogenen Hund wiederum erreicht das relative Lungengewicht aus den schon bei der Leber gegebenen Gründen noch nicht das des Wärmekörpers, während das Absolutgewicht wohl größer ist als nach der Reihenregel zu erwarten stünde (vgl. Tabelle 1).

Augenscheinlich hat der Hund, was sich auch unter erweiterten Vergleichsbedingungen erhärtet (vgl. Tabelle 3), die relativ größte Lunge, dann folgt die Katze vor dem Kaninchen. Es ist wahrscheinlich, daß das relative Lungengewicht vom Lokomotions-typus und von der möglichen Intensität und Dauer der Lokomotion mitbedingt ist. Damit wäre jedenfalls die angeführte artliche Reihenfolge im Abfallen des relativen Lungengewichtes gut erkläbar.

Trainierte Hunde haben kein höheres Relativgewicht der Lunge als ihre nichttrainierten Geschwister. Eher kann beim trainierten Ka-

ninchen (vgl. für diese Angabe insbesondere die Tiere der zweiten Versuchsreihe in Tabelle 4) von einer leichten Steigerung des relativen Lungengewichtes nach Lauftraining gesprochen werden. Die erste Kaninchentrainingsreihe in Tabelle 4 fällt hier für die Beurteilung aus, weil im Gegensatz zur zweiten Reihe das Gewicht des Darminhaltes nicht ermittelt und vom Lebendgewicht abgezogen wurde. Darum sind mit der ersten Versuchsreihe genauere Vergleiche des Relativ- und Absolutgewichtes der Organe nur mit Vorsicht durchführbar. Warum das relative Lungengewicht beim Kaninchen nach Lauftraining ansteigt, beim Hund aber nicht, ist schwer zu sagen. Beim Hund ist aber die Lunge an und für sich relativ schwerer als beim Kaninchen. Es wäre daher denkbar, daß die Hundelunge (wieder wohl in enger Abhängigkeit vom Lokomotionstypus) größere räumliche Leistungsreserven hat als die Kaninchenlunge, und bei Belastung daher nicht so leicht zum zusätzlichen Wachstum angeregt wird wie diese.

Das Herz der Kältetiere wiederum zeigt sich gewichtsmäßig stärker beeinflußt als die Lungen, jedoch mit artlichen Unterschieden (vgl. Tabelle 4). Das Kaninchenherz hat unter Kälteeinwirkung sicher weniger zugenommen als das Katzen- und Hundeherz. Bei der draußen gehaltenen Katze ist trotz ihres etwas höheren Körpergewichtes nicht nur das absolute, was nach der Reihenregel einzig zu erwarten wäre, sondern dazu auch das relative Herzgewicht größer als bei dem im Stall gezogenen Geschwister. Der Kältehund hat zwar ein größeres absolutes Herzgewicht als der andere, aber sein relatives Herzgewicht ist doch niedriger. Jedoch ist hier wieder neben der Kürze des Versuches der hohe Gewichtsunterschied der beiden Tiere zu veranschlagen, der die Reihenregel eben unvermeidlich stark in den Vordergrund rückt. Nach allen meinen Erfahrungen gerade mit Hunden dürfte das relative Herzgewicht des größeren Hundes unter sonst gleichen Bedingungen gemäß der Reihenregel nicht so hoch sein wie es tatsächlich ist. Es bleibt daher wie bei der Leber und Lunge nur die wahrscheinliche Annahme, daß das Herz des größeren Tieres unter der Kälteeinwirkung dennoch relativ stärker gewachsen ist als das des Wärm tieres. Nur hat eben die kurze Versuchsdauer von nur acht Wochen dem Hund nicht die Zeit gelassen, sein relatives Herzgewicht noch stärker zu erhöhen.

Bemerkenswert ist auch (vgl. Tabellen 1, 2 und 3), daß, scheinbar entgegen der Reihenregel, der Hund immer ein relativ größeres Herz hat als die doch kleinere Katze. Diese wiederum, scheinbar mit der Reihenregel im Einklang, ein größeres Herz hat als das Kaninchen. Auch dieses artliche Gewichtsverhalten dürfte

u. a. mit dem verschiedenen Lokomotionstypus und der dadurch festgelegten Bewegungsintensität und Bewegungsdauer zusammenhängen, wobei ich an das oben bei der Lunge Gesagte anknüpfen möchte. Damit freilich ist nicht gleichzeitig auch gesagt, daß das Ausmaß der körperlichen Arbeit in erster Linie das Herzgewicht bestimmt. Dieser häufig gemachte Kurzschluß ist, wie weiter unten gezeigt werden soll, unrichtig. Hund und Katze haben eben nicht deshalb ein relativ größeres Herz als das Kaninchen, weil sie sich ausdauernder und lebhafter bewegen, sondern sie besitzen in ihrer vererbten Konstitution ein schwereres Herz, das u. a. auch in ihre Lokomotion von vornherein „hineingerechnet“ ist. Ebenso verhält sich offenbar auch die Ansprechbarkeit des Herzgewichtes auf Außenreize, insbesondere auf Temperaturreize (vgl. dazu Stieve, 1938), wie es sich ja auch hier zeigt. Es bleibt im ausgedehnten Versuch nachzuprüfen, ob das Kaninchen im Vergleich mit Hund und Katze weniger empfindlich gegenüber Temperatureinwirkung ist, und so sein Herzgewicht nicht so stark zu erhöhen braucht, oder ob das Umgekehrte zutrifft; wobei dann das Kaninchenherz nicht die gleiche gewichtsmäßige Anpassungsbreite hätte, und damit schließlich auch dem Kältetode eher erliegen würde. Vielleicht beeinflußt auch die artlich verschieden hohe Körpertemperatur die gewichtsmäßige Anpassungsbreite des Herzmuskels an Temperatureinflüsse und andere Außeneinwirkungen (vgl. Stieve, 1938). Aus dieser Betrachtung ergibt sich jedenfalls auch, daß die Reihenregel zunächst innerhalb derselben Art gilt. Werden die Organgewichte verschiedener Arten gemäß der Hesseschen Reihenregel verglichen, so sind die jeweils gegebenen vererbten, und, auf deren Grundlage, auch die umweltbedingten Faktoren zu berücksichtigen.

Die Herzen der drei Kaninchen des Sommerversuches scheinen sich ganz nach der Reihenregel zu verhalten. Jedenfalls sind hier anders bedingte Gewichtsunterschiede, die dann auch geringeren Ausmaßes wären, nicht erkennbar. Die Herzen der beiden Katzen, die im etwas kälteren Stall gehalten wurden, sind dagegen absolut und relativ deutlich schwerer als die der im Hof aufgewachsenen Geschwister. Es muß ausgedehnten Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu klären, ob es sich hier um einen „Zufall“, oder aber um eine Wirkung der im Durchschnitt nur um zwei Grad differenten Temperatur handelt. Ausgeschlossen ist letzteres durchaus nicht. Eigenartig ist auch hier wie im Winterversuch

wieder, daß, wenn ein gewichtsbestimmender Temperatureinfluß vorliegen sollte, das Katzenherz eher und stärker anspricht als das Kaninchenherz. Ähnlich wie das Herz verhalten sich auch Nieren und Lungen der Sommerkatzen.

Ich konnte bereits früher feststellen [1939], daß das Herz des jungen Hundes bei Betrachtung im Rahmen der Reihenregel nach längerem scharfen Dauerlauftrainung nicht undeutlich an Gewicht zunimmt (siehe auch Tabelle 3). Dasselbe gilt, wenn auch in minderem Umfange, auch für das Herz des im Laufen trainierten Kaninchens (siehe vor allem die zweite Versuchsreihe in Tabelle 4, in der als Vergleichstiere Geschwister zur Verfügung stehen). Es ist aber bei genauer Betrachtung des Verhaltens der Herzgewichte im Wintertemperaturversuch und im Trainingsversuch der Einfluß der Temperatur auf das Herzgewicht größer einzuschätzen als der der körperlichen Arbeit, besonders unter Berücksichtigung der Kürze und der, an natürlichen Bedingungen gemessenen, bescheidenen, wenn auch eindeutigen experimentellen Anforderungen an die Wärmeregulation. Trotzdem hier nur zwischen der Wirkung eines langen und scharfen Trainingsversuches und der eines milden und kurzen Temperaturversuches verglichen werden kann, erreicht die Katze des Wintertemperaturversuches (dazu noch entgegen der Reihenregel, d. h. obwohl sie schwerer ist als die warme Katze) eine Erhöhung des absoluten und relativen Herzgewichtes, die der Gewichtsvermehrung bei den schärfstrainierten Laufhunden mindestens gleichkommt (siehe Tabellen 1 und 3). Auch der Kältehund hat, wie erwähnt, sein relatives Herzgewicht bedeutender erhöht als sein Geschwister. Aber einmal waren die Hunde nur halb so lange im Temperaturversuch wie die Katzen und Kaninchen, andererseits ist der Kältehund relativ so viel schwerer als der Wärmehund, wie es bei den Laufhunden und ihren Geschwistern nicht vorkommt. Es kann aus diesen Gründen kaum erwartet werden, daß das relative Herzgewicht des draußen gezogenen Hundes noch größer sei, oder gar das des sehr kleinen Vergleichstieres noch übertreffe. Das vergleichsweise weniger starke Reagieren des Kaninchenherzens auf Temperatur- und Trainingseinfluß wurde oben schon erwähnt.

Es ist zwar die herzgewichtsvergrößernde Wirkung des Dauerlauftrainings gerade beim 2. Wurf der trainierten Hunde, auch verglichen mit dem 1. Wurf, besonders deutlich, aber hier nimmt der Hund 1 auch im erweiterten Vergleich wegen der Höhe seines absoluten und relativen Herzgewichtes eine Sonderstellung ein (Tabelle 3). Er verdankt sie wohl weniger dem Einfluß der körperlichen Arbeit (der absoluten Arbeitsleistung), denn er hatte als Schnellläufer keine auch nur annähernd so große Arbeit zu leisten wie seine dauerlaufenden Geschwister, insbesondere Hund 4. So bleibt wesentlich die einleitend erwähnte Annahme, daß es der täglich mehrstündige Aufenthalt in der Winterkälte gewesen sein muß, der in diesem Falle das besonders hohe absolute und relative Herzgewicht bedingte. Ich möchte auch dieses Falles wegen als sicher annehmen, daß Außentemperatureinflüsse das Herzgewicht stär-

ker verändern können als es die körperliche Arbeit vermag. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß die absoluten und relativen Herzgewichtsveränderungen nach monatelangen scharfen Temperatureinwirkungen größer sind als nach Training. Dafür sprechen auch eindeutig die Beobachtungen Stieves [1938]. Diese Fragen können nur an einem großen ausgewählten und gleichmäßig reagierenden Tiermaterial gefördert und vertieft werden, das mir nicht zur Verfügung stand.

In diesem Zusammenhange kann man fragen, wie lange Trainings- und Temperaturreiz einwirken müssen, um jeweils maximale Organgewichtsveränderungen zu erzielen, und ob diese Zeiten, was wahrscheinlich ist, für die einzelnen Organe verschieden sind. Denn die Organe und Organsysteme unterliegen alle verschiedenen nervösen und humoralen, insbesondere auch hormonalen Einflüssen. Auf diesen beiden Wegen, falls sie überhaupt getrennt betrachtet werden dürfen, müssen auch Trainings- und Temperaturreize im Körper wirksam werden; wie, ist noch nicht geklärt. Insbesondere ist die Reaktionsbereitschaft der Organe der Versuchstiere in allen diesen Fragenzusammenhängen wohl zu berücksichtigen. Sie ist individuell und auf verschiedenen Altersstufen verschieden; außerdem durch ein gewisses Alter, das nicht für alle Organe das gleiche sein wird, begrenzt (näheres vgl. W. Brandt [1931]).

Der Magen-Darm-Kanal scheint beim pflanzenfressenden Kaninchen, bei dem er ja sowieso einen maximalen Umfang besitzt, durch Temperatureinwirkung nicht schwerer zu werden; wohl aber bei der fleischfressenden Katze und auch wohl beim Hund (vgl. Tabelle 1). Die Kälte-tiere hatten einen etwas größeren Appetit und einen entsprechend etwas höheren Nahrungsverbrauch als die Stalltiere. Dieser Mehrverbrauch kommt jedoch bei den jungen wachsenden Tieren nicht etwa in einem größeren Fettansatz (der bei allen Tieren etwa gleichmäßig gut war) zur Auswirkung, sondern in einer besseren Organkonstitution, die auf beschleunigtem und verstärkten echten Wachstum beruht.

Einschaltend möchte ich hier erwähnen, daß von den an der Wärme-regelung maßgeblich beteiligten Drüsen von mir bei allen Tieren im Sommer- und Winterversuch die Schilddrüsen gewogen und histologisch untersucht wurden. Es ergaben sich keine verwertbaren Gewichtsunterschiede. Die Schilddrüsen sahen mikroskopisch alle völlig gleich aus, entsprachen dem gewöhnlichen Bild. Der im Winterversuch gesetzte Kältereiz ist also jeweils nicht stark genug gewesen, etwa das Bild der überfunktionierenden Kälteschilddrüse, oder das der Kapillarhyperämie zu erzeugen. Der drohende Erfrierungstod mit der notwendigen Abwehrmaßnahme der stärksten Anfachung der Verbrennungen im Körper durch eine augenblickliche starke Überproduktion und intensive Abgabe von Schilddrüsenhormon lag unter den gewählten experimentellen Bedingungen keineswegs vor.

Im Sommerversuch sind die Organgewichte nicht annähernd so „ausgerichtet“ und deutbar wie im Winterversuch. Das ist bei einem mittleren Temperaturunterschied von rund 2° zwischen Stall und Hof auch nicht zu erwarten. Dazu scheinen die absoluten Temperaturen

das Organwachstum stärker zu beeinflussen als es Temperaturschwankungen tun. Der negative Ausfall des Sommerversuches, ist um so eindeutiger, als die Gleichgewichtigkeit innerhalb der beiden Katzenwürfe besonders gute Vergleichsgrundlagen bietet (Tabelle 2). Eben wegen der geringen Gewichtsunterschiede zwischen den Tieren kommt noch nicht einmal die Reihenregel in den Organgewichten zum Ausdruck. Am ehesten neben dem Fellgewicht noch am Herzgewicht der Katzen. Die beiden kleineren Katzen fallen durch das besonders hohe Gewicht ihres Verdauungsapparates auf, das im übrigen über die beiden größeren Katzen des Sommerversuches bis zu den beiden größten und ältesten Tieren des Winterversuches abnimmt (Tabellen 2 und 1). Damit würde die erwachsene Katze einen relativ viel leichteren und kürzeren Verdauungsschlauch haben als die junge.

b) Die Beziehungen zwischen Körper-, Herz und Milzgewicht, ihre Deutung und Bedeutung

Ich will hier die von mir erstmalig festgestellten Gewichtsbeziehungen Körper — Herz — Milz nicht erst wieder in ihren möglichen Bedingtheiten erklären, weil ich das schon andernorts tat, sondern muß mich hier auf diese Mitteilungen (vgl. 1939 und 1941) und auf die Feststellungen von Stieve (1938) berufen.

Dagegen möchte ich den hier wesentlichen Befund wiederholen, daß die Milz um so engere Beziehungen zum Körpergewicht und zum Herzgewicht hat, je größer ihr Erythrocytenspeicher ist. Solche Speichermilzen (Pferd, Hund, Katze) folgen auch besonders streng der Reihenregel, verändern ihr Gewicht unter Umwelteinflüssen (Temperatur, körperliche Arbeit) im ganzen parallel der Herzgewichtsveränderung (vgl. 1941 und 1947). Dagegen folgt die Milz mit geringerem (Mensch), oder fehlendem Erythrocytenspeicher (Kaninchen) undeutlicher oder gar nicht der Reihenregel.

Wie es nach Befunden Stieves (1938) zu erwarten war, konnte im vorigen Abschnitt als wahrscheinlich angenommen werden, daß Temperaturunterschiede das Herzgewicht eher und stärker beeinflussen als die körperliche Arbeit. Nachdem in den vorangegangenen Trainingsversuchen (1937, 1939) festgestellt werden konnte, daß die Milz sich etwa parallel — vielleicht etwas früher und ausgiebiger — dem Herzen vergrößert, stellte ich mir im Rahmen des Temperaturversuches die Frage, ob der Temperaturunterschied ähnliche Gewichtsverschiebungen, d. h. ein verglichen mit dem Herz- und Milzwachstum der Vergleichstiere gesteigertes

Wachstum, wie das durch die körperliche Arbeit bedingte, hervor-rufen könnte.

Nach dem Verhalten der Milz des im Winter draußen trainierten Hundes 1 (Tabelle 3) stand nicht nur das zu erwarten, sondern es muß parallel den Befunden Stieves [1938] der Einfluß der Außentemperatur höher eingeschätzt werden als der des Körpertrainings. Freilich ist hier eine Überlegung einzuschalten, die nur durch weitere Trainingsversuche bei niedriger Außentemperatur auf ihre Richtigkeit überprüft werden kann. Die Muskulatur des Bewegungsapparates (siehe auch Hoffmann, 1938) verhält sich bekanntlich so, daß für das Zustandekommen einer Hypertrophie nur die Arbeitsleistung in der Zeiteinheit, nicht aber die Summe der geleisteten Arbeit maßgebend ist. Vielleicht hypertrophieren auch die inneren Organe unter derselben Bedingung, denn Hund 1 hat nicht nur ein vergleichsweise großes Herz, sondern auch seine übrigen Organe, insbesondere Lungen und Nieren (Tabelle 3), sind, wenn auch nicht in dem Maße wie die Milz, unverhältnismäßig groß. Hund 1 hat als Schnell-läufer unzweifelhaft eine sehr viel größere Arbeit in der Zeiteinheit leisten müssen als seine dauerlaufenden Geschwister. Die besondere Organgewichtserhöhung, insbesondere der Milz, könnte sehr wohl teilweise auch diesem Umstande zuzuschreiben sein, wenn auch der Einfluß der Außentemperatur höher anzuschlagen ist. Auch beim Menschen führen bekanntlich Schnellkraftleistungen mit bedeutender Kraftentfaltung in der Zeiteinheit (vor allem wenn sie gegen einen Widerstand erfolgen) zu Muskelansatz im Gegensatz zur Dauerleistung (vgl. dazu den bekannten Habitus-Unterschied zwischen Sprintern und Langstreckenläufern, der bei den trainierten Hunden ebenso unverkennbar war!). Es ist dazu auch jedem Leichtathleten bekannt, daß das „Konditionstraining“ im Freien, etwa in den Monaten Januar bis März, besonders kräftigend und leistungssteigernd wirkt, und daß sein Fehlen auch durch eine intensive Bahnarbeit im frühen Sommer gewöhnlich nicht mehr wettgemacht werden kann. Vielleicht gibt die starke Steigerung der Organgewichte bei Bewegung im Freien bei niedriger Außentemperatur die ursächliche Erklärung für diese praktische Erfahrung. Geeignete Experimente können die praktisch interessierenden Fragen-zusammenhänge weiter klären.

Ausweislich der Organgewichte in Tabelle 1 gibt es kein Organ, das unter Kälteeinwirkung so stark wächst wie die Speichermilz von Hund und Katze. Die Milzen der Kältetiere sind hier relativ und absolut bedeutend schwerer. Ganz entgegen der Reihenregel hat der Kältehund, trotz seines hohen Körpergewichtes und trotz nur achtwöchigen Versuches, eine relativ bedeutend größere Milz. Sein absolutes Milzgewicht ist fast doppelt so groß wie das des Vergleichstieres. Schon bei der Sektion imponierten die Milzen des Kältehundes und der Kältekatze als sehr große, die Mittellinie nach rechts überschreitende Organe. Einen ähnlichen Be-

fund habe ich bisher bei keinem von mir sezierten Tier erheben können (vgl. Abb. 1). Auch bei der sechzehn Wochen draußen gezogenen Katze ist die Milz ähnlich stärker gewachsen als beim Stalltier, wenn ich auch, entsprechend der doppelten Versuchsdauer, ein etwas deutlicheres Ergebnis als beim Hund erwartet hatte. Freilich hat hier das relative Milzgewicht der kalten Katze — im übrigen wie beim Hund entgegen der Reihenregel — infolge der doppelt so langen Versuchsdauer noch etwas stärker zugenommen als das des kalten Hundes.



Abb. 1. Umrißzeichnungen der Milzen der beiden stark 6 Monate alten Katzen des Winterversuches; Geschwisterstiere. Tier links 16 Wochen lang bei ca. 20° C Durchschnittstemperatur im Stall, Tier rechts gleichzeitig bei ca. 1° C Außentemperatur im Freien gezogen. Körpergewicht: 1560 bzw. 1705 g; absolutes und relatives Herzgewicht: 7,73 bzw. 8,89 g, 0,459 bzw. 0,522; absolutes und relatives Milzgewicht: 2,94 bzw. 3,94 g,
0,188 bzw. 0,231

Anders als die Speichermilz verhält sich die Stoffwechselmilz des Kaninchens im Temperaturversuch (Tabelle 1). Das draußen gezogene Kaninchen kalt groß, das sich mit dem etwa gleichgroßen Wärmestier gut vergleichen läßt, hat zwar eine absolut und relativ leicht größere Milz, dagegen zeigt aber Kaninchen kalt klein eine absolut und relativ kleinere Milz als beide Geschwister. Hier zeigt sich offenbar wieder, daß sich die Milz des Kaninchens nicht nach der Reihenregel richtet, weil sie kein kreislaufwirksamer Erythrocytenspeicher ist. So läßt sich aus dem Verhalten der drei Milzen nur schließen, daß die Stoffwechselmilz des Kaninchens durch erniedrigte Außentemperatur nicht zum vermehrten und beschleunigten Wachstum angeregt wird. Es ist wichtig, in diesem Zusammenhange darauf hinzuweisen, daß sich die Milzen von im Dauerlauf trainierten Kaninchen nicht unerheblich, wahrscheinlich durch starken Verlust an Lymphgewebe, verkleinern (vgl. Tabelle 4 und Hoffmann, 1938). Auch die Hundemilz verliert durch Training an Lymphgewebe (vgl. von Herrath, 1937, 1939), aber dieser Verlust wirkt sich nicht in einer Verminderung des Milzgewichtes aus, weil die Hundemilz eben prozentual nur sehr wenig Lymphgewebe enthält, während die Ka-

ninchenmilz bis zu einem Drittel ihres Gewichtes aus Lymphgewebe bestehen kann. Daneben wird beim Hund das Wachstum des Trabekelnetzes und der roten Pulpa durch Training so angeregt, daß die Milz trotz des Verlustes an Lymphgewebe nach Abschluß eines mehrmonatlichen Dauerlauftrainings nicht unerheblich schwerer ist (vgl. Näheres bei von Herrath, 1947 und Tabelle 3). Eine Gewichtsverminderung erfährt die Kaninchenmilz unter Kälteeinwirkung wohl nicht. Offenbar erfolgt hier nicht wie beim Training eine vermehrte Abgabe von Lymphocyten zu Zwecken des Ersatzes körpereigenen Eiweißes, oder zur Bereitstellung von Vitaminen gemäß den Theorien von Hoepke (1932) über die Aufgaben der Lymphocyten.

Das insbesondere bei Hund und Katze eindeutige Ergebnis des Winterversuches wird durch den negativ verlaufenen Sommerversuch stark unterstrichen (siehe Tabellen 1 und 2). Das Verhalten der Katzenmilz spricht kaum für das Vorhandensein eines wirksamen Temperatureinflusses. Bei den beiden größeren Katzen hat gerade das Tier mit dem kleinen Herzen die größere Milz. Doch könnte es sich wohl um eine an und für sich große Milz handeln, die als vererbt betrachtet werden muß, so daß der Vergleich mit nur einem Geschwister hier im Stiche läßt. Ähnliches gilt auch für Hund 7 in Tabelle 3 (vgl. auch von Herrath, 1939). Bei den kleinen Katzen dagegen verhalten sich Herz und Milz gleichsinnig. Sie sind beide bei dem Stalltier absolut und relativ größer. Wie oben schon erwähnt, bleibt die Frage offen, ob man das Gewichtsverhalten von Herz und Milz als durch den geringen Temperaturunterschied ursächlich hervorgerufen betrachten muß.

Die Kaninchenmilzen des Sommerversuches, die im übrigen hier an und für sich relativ groß sind (jahreszeitliche Schwankungen?), richten sich augenscheinlich weder nach der Reihenregel, noch nach der Temperatur. Sie sind sicher nicht experimentell beeinflußt.

Da diese überaus starke Gewichtsvermehrung der Milz im Sommerversuch, d. h. bei Fehlen eines als Wachstumsreiz wirksamen Temperaturunterschiedes, bei allen Tieren, ferner bei allen Kaninchenmilzen, die eben keinen kreislaufwirksamen Erythrocytenspeicher haben, ausbleibt, ist der Schluß erlaubt, daß der Milzerythrocytenspeicher im Dienste der Wärmeregulation steht.

Je stärker dieser artlich und individuell ist, um so stärker wird die Milz bei Temperatureinwirkung gespeichert und entleert, und um so größer ist der Wachstumsreiz. Der Hund hat einen durchschnittlich kleineren Milzerythrocytenspeicher als die Katze. Damit wird es zusammenhängen, daß die Milz des Kältekundes sich relativ noch stärker vergrößerte als die der Kältekatze. Damit ist gleichzeitig gesagt, daß das Ausmaß des vorhandenen Erythro-

cytenspeichers in der Milz den Umfang ihrer vermehrten Gewichtszunahme durch Kälteeinwirkung bestimmt. Deshalb stellt die Außentemperatur mit den Vorgängen, die sie im Körper, der sich auf sie einstellen muß, auslöst, für die speicherlose Kaninchenmilz auch keinen Wachstumsreiz dar; sie wird gewichtsmäßig nicht verändert.

Zwar werden im Temperaturversuch auch andere Organe außer dem Herzen und der Milz ebenso beeinflußt; insbesondere die Lungen und Nieren. Aber Herz und Speichermilz müssen als Kreislauforgane durchaus zusammen betrachtet werden. Das quer gestreifte Myocard ist der Motor, die mit glatter Muskulatur versehene Milz der Regler der gastransportierenden Erythrocytenmenge des Kreislaufes. Beide unterliegen stärkstens wärme regelnden Vorgängen. Die Milz in wohl noch schnellerem und bedeutenderem Maße als das Herz. Denn die Herzschlagzahl in der Zeiteinheit braucht bei sonst gleichem Schlagvolumen erst erhöht zu werden, wenn die aus der völlig entspeicherten Milz ausgeschütteten Erythrocyten den Anforderungen des gesteigerten Gaswechsels bei gleicher Kreislaufgeschwindigkeit nicht mehr genügen. Daraus erklärt es sich wohl, daß sich das Gewicht der Speichermilz im Temperaturversuch eher und bedeutender erhöht als das des Herzens. Im Verlaufe des Lauftrainings tritt beim Hunde, wie ich früher bereits feststellte (1939), dasselbe Gewichtverhalten der Milz, wenn auch in viel geringerem Grade, wohl aus den gleichen Ursachen zutage.

Die starke Gewichtsvermehrung der Speichermilz heranwachsender Hunde und Katzen bei Kälteeinwirkung beweist wiederum die auch von physiologischer Seite schon vielfach gesicherte Tatsache, daß die Milz der einzige Erythrocytenspeicher des Körpers ist. Wir kennen auch bei den Arten, die keine Speichermilz besitzen, bis heute keinen anderen Erythrocytenspeicher. Daraus, und aus der eben kurz skizzierten Stellung von Herz und Speichermilz zueinander, resultiert die enge Gewichtsbeziehung beider Organe zum Körpergewicht und ihre starke Gewichtsveränderung in Abhängigkeit von diesem. Nach u. a. Jakobs (1934) verändert sich selbst beim Menschen, der keine ausgeprägte Speichermilz hat, kein Organ so gleichlaufend mit dem Körpergewicht wie eben die Milz. Auch die Gewichtsbeziehungen zwischen Körper und Milz sind geradlinig vom Ausmaß des Milzerythrocytenspeichers abhängig. So ist nach meinen Befunden die Gewichts-

beziehung Körper — Milz bei Arten mit ausgeprägter Speicher-milz (Pferd) noch wesentlich enger als beim Menschen. Dagegen richtet sich die speicherlose Kaninchenmilz überhaupt nicht nach der Reihenregel, womit die Kaninchenmilz unter den übrigen Organen des Körpers überdies eine nicht zu übersehende Sonder-stellung einnimmt. Die von mir früher vorgenommene Typen-einteilung der Säugermilz, die ich in ihren Extremformen als Speichermilz und Stoffwechselmilz bezeichnete (vgl. 1935, 1939), wird durch das Ergebnis des Temperaturversuches weiter er-härtet (vgl. auch Blumenthal, 1952, Tischendorf, 1953).

c) Die Milzdifferenzierung unter Temperatur- und Trainingseinfluß

Die Ergebnisse der quantitativen Untersuchung der Milz, die in diesem Abschnitt genauer gedeutet und mit den bei den tra-ierten Tieren gefundenen verglichen wird (vgl. auch von Herr-a-th, 1937, 1939), sind übersichtsweise in Tabelle 5 zusammen-gestellt.

Die Form der Milz wird offenbar durch den Temperatureinfluß eben-sowenig verändert wie durch das Training; allerdings bedingt die genaue Feststellung von Formveränderungen der Milz wegen ihrer an und für sich schon häufigen Formvarietäten ein großes Vergleichsmaterial, das hier nicht vorliegt. Abgesehen von örtlichen deformierenden Einflüssen, scheint die Form der Organe, speziell der Milz, überhaupt wenig oder gar nicht veränderlich; sie ist offenbar typologisch gegeben (vgl. dazu v. Krogh [1936]).

Der Volumenprozentgehalt der Milz an Trabekeln verhält sich bei den Temperaturtieren im Vergleich mit den Kontrollen ganz anders als nach Lauftraining (siehe von Herrath, 1937 und 1939). Weder im Winter-, noch im Sommerversuch, weder bei den Hunden und Katzen, noch bei den Kaninchen, zeigt sich der Trabekelgehalt der Milz irgendwie bestimmt deutbar verändert. Insbesondere ist der Trabekelgehalt der Speichermilz der Hunde und Katzen in der Kälte nicht vermehrt (Tabelle 5), ganz im Gegensatz zu dem Verhalten der Trabekelmenge in der Milz trainierter junger Hunde, die deutlich vermehrt ist (von Herrath, 1937 und 1939). Im Winterversuch hat der draußen gezogene Hund verglichen mit seinem Geschwister eine nur unwesentlich größere Balkenmenge. Die Milz der warmen Katze dagegen zeigt überraschenderweise, was gar nicht zu erwarten war, eine viel größere Balkenmenge als das Kältetier. Wenn auch das Kaninchen klein kalt einen besonders großen

Tabelle 5. Winterversuch. Quantitatives

	Hund ♂ kalt:	Hund ♀ warm:	Katze ♂ kalt:
Volumenprozentgehalt der Milz an Trabekeln:	13,69	13,65	9,31
Anzahl der Trabekelanschnitte in 200 Gesichtsfeldern bei 186 facher Vergrößerung:	2860	2802	6524
Durchschnittlicher Durchmesser von je 400 gefäßlosen Trabekeln:	40,89 μ	51,07 μ	20,54 μ
Von 400 gefäßlosen Trabekeln haben einen Durchmesser	unter 50 μ : 315 über 100 μ : 12	unter 50 μ : 257 über 100 μ : 25	unter 30 μ : 344 über 50 μ : 8
Anzahl der Venenbalkenschnitte in 50 Gesichtsfeldern bei 60facher Vergrößerung:	393	375	315
Verhältnis der Anzahl der Venenbalken zu den gefäßlosen Balken:	1 : 3,17	1 : 3,23	1 : 11,66

Trabekelgehalt der Milz aufweist, so zeigt doch andererseits das ziemlich gleichgewichtige Kaninchen groß kalt gegenüber dem Vergleichstier einen kaum verwertbaren Unterschied. — Sind schon die Ergebnisse des Winterversuches wegen der geringen Unterschiede und des entgegengesetzten Verhaltens (Hund — Katze scheinbar ganz uneinheitlich, so verstärkt sich dieser Eindruck noch durch die Prozentzahlen des Sommerversuches (Tabelle 6). Die beiden Katzenwürfe verhalten sich zwar bezüglich des Gehaltes der Milz an Trabekeln gleichsinnig, indem die Hoftiere den größeren Balkengehalt aufweisen, aber die Kaninchen verhalten sich entgegengesetzt, da hier das Stalltier eine etwas größere Balkenmenge aufweist. Somit geben auch diese Ergebnisse zunächst keine weiteren Aufschlüsse, die etwa zur leichten Deutung des Ergebnisses des Winterversuches dienen könnten.

Verhalten des Trabekelnetzes der Milz

Katze ♂ warm:	Kaninchen ♂ groß kalt:	Kaninchen ♀ klein kalt:	Kaninchen ♀ warm:
12,70	2,09	2,98	1,94
11876	1692	1596	1720
23,29 μ	31,12 μ	36,61 μ	30,45 μ
unter 30 μ : 321 über 50 μ : 20	unter 40 μ : 324 über 70 μ : 2	: 273 : 22	: 322 : 6
468	In der Kaninchenmilz sind Venenbalken nur in Hilus-nähe entwickelt und sehr gering verzweigt. Daher können sie nicht ausgezählt werden.		
1: 14,50			

denn im Sommerversuch war die durchschnittliche Temperatur im Hof nur zwei Grad höher als im Stall.

Auch zwischen dem Gewicht der Milzen und dem Trabekelgehalt ergeben sich weder bei den Vergleichstieren noch bei den Kältetieren irgendwelche klaren Beziehungen. Kälteeinwirkung führt jedenfalls zunächst nicht zur Vermehrung der Trabekelmenge der Milz von jungen Hunden, Katzen und Kaninchen. Damit scheint eine Beeinflußbarkeit der Milzbalkenmenge durch Temperaturunterschiede überhaupt ziemlich ausgeschlossen. Allerdings bleibt immer noch zu beachten, daß der Temperaturversuch viel kürzer lief als der Trainingsversuch.

Die Anzahl der Balkenanschnitte zeigt ebenfalls, mit dem ersten Befund zusammenhängend, in den Milzen beider Temperaturversuchsreihen keine eindeutigen und gleichsinnigen Abweichungen

Tabelle 6. Sommerversuch. Quantitatives

	Katze ♀ Hof groß	Katze ♂ Stall groß	Katze ♂ Hof klein
Volumenprozent- gehalt der Milz an Trabekeln:	10,09	8,25	9,24
Anzahl der Trabe- kelanschnitte in 200 Gesichtsfeldern bei 186facher Vergrößerung:	8312	8232	9196
Durchschnittlicher Durchmesser von je 400 gefäßlosen Trabekeln:	17,63 μ	15,41 μ	16,00 μ
Von 400 gefäßlosen Trabekeln haben einen Durchmesser:	unter 20 μ : 288 über 40 μ : 8	: 302 : 4	: 296 : 1
Anzahl der Venen- balkenanschnitte in 50 Gesichtsfeldern bei 60facher Ver- größerung:	362	668	886
Verhältnis der An- zahl der Venen- balken zu den gefäßlosen Balken:	1 : 14,25	1 : 9,97	1 : 6,46

(vgl. Tabellen 5 u. 6). Der Kältehund hat nur wenig mehr Trabekel-
anschnitte als der Wärmehund. Die warme Katze aber zeigt ganz
gegensätzlich zum Hund entsprechend ihrer großen Milztrabekel-
menge ganz bedeutend mehr Balkenanschnitte als das Vergleichs-
tier. Im Sommerversuch haben die Hofkatzenmilzen nur wenig
mehr Trabekelanschnitte als die der Stallkatzen. Dasselbe gilt
für die Kaninchenmilzen des Sommerversuches. Dagegen ergeben
sich hierin bei den Winterkaninchen keine verwertbaren Unter-
schiede (siehe Tabelle 5). Durch langes Lauftraining werden aber
in der Milz des jungen Hundes die Balkenanschnitte stark ver-
mehrt, im ausgeprägten Falle im Vergleich mit der Zahl in der
Milz der Vergleichstiere fast verdoppelt (siehe Tabellen 7 und 8).

Der durchschnittliche Durchmesser der gefäßlosen Balken ist
bei den Kältemilzen des Hundes und der Katze im Winterversuch

Verhalten des Trabekelnetzes der Milz

Katze Stall klein	Kaninchen Hof groß	Kaninchen Hof klein	Kaninchen Stall
7,39	2,62	2,42	2,85
8568	1184	1440	1076
15,24 μ	32,90 μ	31,74 μ	37,17 μ
: 314 : 4	unter 40 μ : 296 über 70 μ : 12	: 316 : 16	: 258 : 22
394	In der Kaninchenmilz sind Venenbalken nur in Hilus- nähe entwickelt und sehr gering verzweigt. Daher können sie nicht ausgezählt werden.		
1 : 19,50	—	—	—

deutlich geringer als bei den Wärmetieren (vgl. Tabelle 5). Das ist bei den trainierten Hunden aller Trainingsreihen noch viel ausgeprägter (vgl. Tabellen 7 und 8). Ich konnte damals feststellen, daß sich das Trabekelnetz unter dem Einfluß der Arbeitsleistung in der Zeiteinheit, und wohl auch in Abhängigkeit von der absoluten Dauer der Trainingsarbeit, d. h. von der Gesamtleistung, stärker verlängert und verzweigt als beim Vergleichstier, wodurch u. a. die starke Abnahme des durchschnittlichen Balkendurchmessers der gefäßlosen Balken bei den Laufieren ursächlich bedingt ist. — Die Durchmesserzahlen für die Balken der Kaninchenmilz im Winterversuch weisen im Gegensatz zu dem Verhalten der Hunde- und Katzenmilz keine bezeichnenden und deutbaren Unterschiede auf. Insbesondere ist eine Abnahme des durchschnittlichen Balkendurchmessers bei den Kältetieren

keineswegs nachweisbar. Die vorhandenen Unterschiede sind aber (vgl. Tabelle 5) auch nicht so deutbar, daß etwa hier das Wärmetier den geringsten durchschnittlichen Balkendurchmesser hätte; der geringe Unterschied zwischen den gleichgewichtigen am besten vergleichbaren Kaninchen groß kalt und Kaninchen warm läßt diesen Schluß nicht zu.

Im Sommerversuch haben eindeutig beide Stallkatzen verglichen mit den Hoftieren einen wenig kleineren durchschnittlichen Balkendurchmesser (vgl. Tabelle 6). Die Kaninchenmilz verhält sich auch im Sommerversuch wieder anders als die Speichermilz der Katze. Hier hat gerade das kältere Stalltier den größten durchschnittlichen Balkendurchmesser (Tabelle 6). Ich möchte dabei trotzdem nicht an ein entgegengesetztes Verhalten Abwehrmilz — Speichermilz denken, sondern dieses Ergebnis (vgl. auch den Winterversuch) zunächst für „zufällig“, einer näheren Klärung für bedürftig halten.

Es steht nach Tabelle 5 immerhin fest, daß insbesondere die Speichermilz des Hundes, aber auch die der Katze, nach Kälteinwirkung einen verringerten durchschnittlichen Durchmesser der gefäßlosen Trabekel aufweisen; etwa wie die der im Laufen trainierten Hunde (vgl. Tabelle 7 und 8). Nur haben nach Kälteinwirkung, im Gegensatz zu den Befunden nach Lauftraining bei Hunden, weder der Volumenprozentgehalt der Speichermilz an Trabekeln, noch die Anzahl der Balkenanschnitte in der Flächeneinheit zugenommen. Jedoch könnte, wie aus den nachfolgenden Überlegungen folgen dürfte, dieser Unterschied zwischen Kältemilz und Läufermilz nur ein scheinbarer sein. Denn das Milzgewicht der Speichermilz nimmt, wie festgestellt, nach Kälteinwirkung ganz bedeutend schneller und stärker zu als nach körperlicher Arbeit (vgl. Tabellen 1 und 3). Es ist daher nicht ohne weiteres zu erwarten, daß die nötige Verlängerung und auch wohl stärkere Verzweigung des Trabekelnetzes durch echtes Wachstum mit dieser schnellen und starken Organvergrößerung Schritt hält, wie offenbar wesentlich bei den Milzen der trainierten Hunde, bei denen das Milzgewicht ja auch nicht so sprunghaft ansteigt wie im Temperaturversuch. Sondern es spricht manches dafür, daß die Milz der Kälteiere dem eigenen Trabekelnetz im Wachstum bedeutend vorangeht, obwohl auch das Trabekelnetz sofort mit Wachstum, das eine Verlängerung und Verfeinerung der einzelnen Balken wie beim trainierten Hunde hervorruft, antwortet. So hat die Milz des kalten Hundes und der kalten Katze einen viel geringeren durchschnittlichen Balkendurchmesser und

auch relativ mehr Anschnitte gefäßloser Trabekel im Gesichtsfeld als die des warmen Geschwisters (vgl. Tabelle 5). Aber weil die Kältemilz in derselben Zeit absolut und relativ viel schneller gewachsen ist als die Wärmemilz, drückt sich das Trabekelwachstum kaum in einer Vermehrung der Trabekelanschnitte im Gesichtsfeld, und auch nicht in einer Erhöhung der Gesamtbalkenmenge der Milz aus (Tabelle 5).

Ähnliches gilt im individuellen Falle — ich möchte das hier zu einer vorigen Mitteilung nachtragen — wenn auch in nicht so ausgeprägtem Grade, auch für die sich stärker vergrößernde Speichermilz des im Laufen trainierten Hundes. Der Übersicht und des Vergleiches wegen stelle ich daher hier die Milzgewichte und die übrigen hier nötigen quantitativen Befunde am Balkennetz der hauptsächlich in Frage kommenden trainierten Hunde und ihrer Vergleichsgeschwister in den Tabellen 7 und 8 zusammen. Der Dauerläufer, Hund 5, hat hier ähnlich wie der Kältehund eine sehr stark gewachsene Milz, die relativ größte Milz unter seinen Geschwistern. Obwohl deren Trabekelgehalt ausweislich des vergleichsweise geringsten durchschnittlichsten Balkendurchmessers (vgl. Tabelle 8) sicher stark gewachsen ist, was sich auch in der Anzahl der Balkenanschnitte in der Flächeneinheit wiederum ausdrückt, bleibt der Gesamtgehalt der Milz des Hundes 5 an Trabekeln weit geringer als bei allen trainierten und nichttrainierten Geschwistern, eben weil das Organwachstum dem Wachstum des Trabekelnetzes in

Tabelle 7

Verhalten der Milzgewichte und des Trabekelnetzes der Hunde 1—4
der Tabelle 3

D = Dauerläufer; S = Schnellläufer; V = Vergleichsgeschwister

	Hund 1, S:		Hund 2, D:		Hund 3, V:		Hund 4, D:	
	g	%	g	%	g	%	g	%
Milzgewicht:	64,0	0,26	50,0	0,23	52,0	0,20	50,0	0,19
Volumenprozent- gehalt der Milz an Trabekeln:	15,50		12,61		11,22		13,21	
Anzahl der Trabekel- anschnitte in 200 Gesichtsfeldern bei 60facher Vergröße- rung:	5149		4763		3273		5198	
Durchschnittlicher Durchmesser von 400 gefäßlosen Trabekeln:	56,8 μ		50,9 μ		64,4 μ		50,4 μ	

Tabelle 8

Verhalten der Milzgewichte und des Trabekelnetzes der Hunde 5—8
der Tabelle 3

D = Dauerläufer; V = Vergleichsgeschwister. Die Hunde wurden fünf
Monate lang trainiert.

	Hund 5, D:		Hund 6, V:		Hund 7, D:		Hund 8, V:	
	g	%	g	%	g	%	g	%
Milzgewicht:	42,0	0,20	31,0	0,162	35,5	0,143	47,0	0,157
Volumenprozent- gehalt der Milz an Trabekeln:	10,12		14,85		15,73		14,22	
Anzahl der Trabekel- anschnitte in 200 Gesichtsfeldern bei 60facher Vergrößer- ung:	5966		5738		6720		4918	
Durchschnittlicher Durchmesser von je 400 gefäßlosen Trabekeln:	42,48	μ	46,72	μ	44,36	μ	53,62	μ

diesem individuellen Falle vorausgeellt ist. — Daneben könnte, was das Verhalten der Trabekelmenge, der Trabekelanschnitte und des durchschnittlichen Trabekeldurchmessers der gefäßlosen Trabekel der Milzen des kalten Hundes im Winterversuch und des trainierten Hundes 5 weiter verständlich machen würde, die Dischronie zwischen dem Wachstum der Milz als Organ und dem ihres Balkennetzes zu einer Dehnung, und damit auch Durchmesserverringerung der Balken geführt haben.

Diese Erklärungen und Erwägungen lassen sich in verstärktem Maße auf die Milz der kalten Katze des Winterversuches anwenden (vgl. Tabellen 5 und 8). Dieses Tier hat ebenso wie der kalte Hund eine schnell und stark gewachsene Milz, mit deren Wachstum die Trabekel offenbar nicht haben mithalten können. Trotz des begonnenen Trabekelwachstums, ausgedrückt durch den im Vergleich mit dem Wärmestier geringeren durchschnittlichen Balkendurchmesser, bleiben hier die Anzahl der Trabekelanschnitte und der Trabekelgehalt der Milz weit hinter den Zahlen des Geschwistertieres zurück. Es scheinen sich daher bei oberflächlichem Vergleich Hund und Katze entgegengesetzt zu verhalten (vgl. Tabelle 5). Der Temperaturversuch dauerte aber für die Katze doppelt so lange wie für den Hund. Den geringeren Trabekelgehalt und die geringere Anzahl der Trabekelanschnitte

der Milz der kalten Katze könnte dadurch mitbedingt sein. Daneben ist es gut denkbar, daß die hohe Außentemperatur des winterlichen geheizten Stalles das Wachstum der Milz der warmen Katze so gehemmt hat, daß das relativ stärker wachsende Trabekelnetz sich auf geringerem Raum verdichten und verdicken mußte, so daß sich der Trabekelgehalt der Milz und die Zahl der Trabekelanschnitte ebenso wie der durchschnittliche Balkendurchmesser in der Flächeneinheit stark vermehren mußten. Die von Romeis (1923) beobachtete Verdickung der Milzkapsel und der Milztrabekel in der Milz weißer Mäuse, die lange einer Außentemperatur von 30—34° C ausgesetzt waren, könnte sich gleicherweise z. T. durch das gehemmte Organwachstum erklären, das dem wachsenden Trabekelnetz keinen Raum zu seiner normalen Ausdehnung und vor allem normalen Bindegewebsverspannung lieferte. Auch Romeis bezieht einen Teil der Kapsel- und Balkenverdichtung und -verdickung der Mäusemilz auf die gleichzeitig bestehende starke Schrumpfung des Organes. Nach Romeis gehen die Organschrumpfung und Kapsel-Balkenveränderungen völlig zur Norm zurück, wenn die Mäuse zwei bis drei Monate lang wieder normalen Außentemperaturen ausgesetzt werden. Dieser Befund könnte sich wesentlich daraus erklären, daß die zur Normalgröße wachsende Milz das Trabekelnetz und die Kapsel nunmehr spannt, und damit den Durchmesser des einzelnen Trabekels verringert, die Trabekel selbst weiter voneinander entfernt. Mit dieser Erklärung korrespondieren auch das stark entwickelte Trabekelnetz und die im Gegensatz zu diesem gering entfaltete rote Pulpa der warmen Katze des Winterversuchs (Tabellen 5, 9 und 11).

Die für das quantitative Verhalten der Milzen der beiden Katzen des Winterversuches gegebene Erklärung läßt sich weiter durch das Verhalten der Milz des trainierten Hundes 7 stützen (vgl. Tabelle 8). Er hat unter seinen Geschwistern die relativ kleinste Milz, die also wohl unter Trainingseinfluß nicht besonders gewachsen sein dürfte. Dagegen ist das Balkennetz ausweislich des geringen durchschnittlichen Balkendurchmessers der gefäßlosen Trabekel beachtlich gewachsen, so daß eben wegen des gleichzeitig geringen Wachstums der Milz eine besonders hohe Anzahl von Trabekelanschnitten, und auch ein hoher Prozentgehalt der Milz an Balken resultieren. Freilich sind die Zahlen nicht so hoch wie bei den Winterkatzen (vgl. Tabellen 5 und 11), aber der Trainingseinfluß auf das Milzgewicht ist ja auch nicht so groß wie der der niedrigen Außentemperatur, trotz der vielfach längeren Dauer des Hundetrainings.

Die individuellen, besonders zeitlichen Unterschiede in der Reaktion des Milzgewichtes und des Balkennetzes auf Trainingseinwirkung hin sind vor allem im Beginn des Trainings vorhanden und schwinden später mehr und mehr. Durch Training wird die Milz weniger, das Balkennetz stärker zum Wachstum angeregt, so daß die Milzen trainierter Hunde nach längerem Training durchweg mehr Trabekel besitzen als die Vergleichstiere. In den Tabellen 7 und 8 habe ich zur Stützung dieses Befundes das quantitative Verhalten des Balkennetzes meiner sieben Monate im Laufen trainierten Hunde dem oben schon skizzierten Verhalten der nur fünf Monate lang trainierten Tiere gegenübergestellt.

Tabelle 9
Quantitative Zusammensetzung der Milz; Winterversuch

	Hund ♂ kalt	Hund ♀ warm	Katze ♂ kalt	Katze ♀ warm	Kaninchen ♂ groß, kalt	Kaninchen ♀ klein, kalt	Kaninchen ♀ warm
Vol% der Trabekel an Muskulatur im Durchschnitt:	54,64	56,80	61,10	52,84	18,82	17,30	14,30
Vol% der gefäßlosen Trabekel an Muskulatur:	58,46	57,10	66,30	63,00	—	—	—
Vol% der Venenbalken an Muskulatur:	50,81	56,40	55,90	42,68	—	—	—
Vol% des ganzen Organes an Muskulatur:	7,48	7,75	5,69	8,00	0,42	0,52	0,28
Vol% des Organes an Lymphgewebe:	4,51	5,51	9,95	15,64	19,45	13,71	16,51
Anzahl der Follikel und Lymphscheiden in 20 Gesichtsfeldern bei 59facher Vergrößerung	227	252	368	623	1110	783	1194
Vol% des ganzen Organes an roter Pulpa:	81,80	80,84	80,74	71,66	78,46	83,31	81,55

Zusammenfassend möchte ich es für wahrscheinlich halten, daß sich das Balkennetz der Speichermilz nach Kälteeinwirkung ebenso durch aktives Wachstum verdichtet wie nach Training. Allerdings ist in diesem kurzen Temperaturversuch nur das Anfangsstadium dieses Trabekelwachstums zu erfassen. Es ist besonders schwer deutbar, weil das Milzgewicht der Speichermilz im Kälteversuch dem Balkennetz viel schneller im Wachs-

Tabelle 10
Quantitative Zusammensetzung der Milz; Sommerversuch

	Katze ♀ Hof, groß	Katze ♂ Stall, groß	Katze ♂ Hof, klein	Katze Stall, klein	Kaninchen Hof, groß	Kaninchen Hof klein	Kaninchen Stall
Vol % der Trabekel an Muskulatur im Durchschnitt:	28,90	51,15	39,55	37,41	9,01	17,20	13,90
Vol % der gefäßlosen Trabekel an Muskulatur:	30,90	52,30	48,70	43,69	—	—	—
Vol % der Venenbalken an Muskulatur:	26,90	50,00	30,39	31,13	—	—	—
Vol % des ganzen Organes an Muskulatur:	2,97	4,22	3,65	2,76	0,24	0,42	0,40
Vol % des Organes an Lymphgewebe:	7,69	6,98	10,99	8,15	12,69	11,23	15,42
Anzahl der Follikel und Lymphscheiden in 20 Gesichtsfeldern bei 59facher Vergrößerung:	494	503	785	601	431	501	423
Vol % des ganzen Organes an roter Pulpa:	82,22	84,77	79,77	84,46	84,69	86,35	81,73

Tabelle 11
Winterversuch
Volumenprozente = Gewichtsprozente in Gramm

Tier	Gewicht der				
	Milz	Trabekel	Trabekel- muskulatur	weißen Pulpa	roten Pulpa
Hund kalt	12,24	1,67	0,913	0,55	10,02
Hund warm	6,42	0,88	0,498	0,35	5,19
Katze kalt	3,94	0,37	0,226	0,39	3,18
Katze warm	2,94	0,37	0,235	0,46	2,11
Kaninchen groß kalt	0,82	0,017	0,0034	0,16	0,643
Kaninchen klein kalt	0,66	0,020	0,0034	0,09	0,55
Kaninchen warm	0,80	0,016	0,0022	0,13	0,654

Tabelle 12
Sommerversuch
Volumenprozente = Gewichtsprozente in Gramm

Tier	Gewicht der				
	Milz	Trabekel	Trabekel- muskulatur	weißen Pulpa	roten Pulpa
Katze Hof groß	2,47	0,25	0,0734	0,19	2,03
Katze Stall groß	2,17	0,18	0,092	0,15	1,84
Katze Hof klein	1,59	0,15	0,0580	0,17	1,27
Katze Stall klein	1,65	0,12	0,0455	0,13	1,40
Kaninchen Hof groß	0,82	0,021	0,0020	0,10	0,679
Kaninchen Hof klein	1,08	0,026	0,0045	0,12	0,934
Kaninchen Stall	1,21	0,034	0,0048	0,19	0,986

tum vorauseilt als im Trainingsversuch, und dazu im Kälteversuch auch endgültig stärker verändert bleibt. Weitere Temperaturversuche müssen klären, ob Milzgewicht und Balken später proportional wachsen, was — auch für den Trainingsversuch — wahrscheinlich ist.

Die beiden Katzenwürfe des Sommerversuches bieten wegen der Gleichgewichtigkeit der Tiere auch hier bessere Vergleichsgrundlagen, sind doch, wie bereits früher festgestellt [1935], der Trabekelgehalt und der Trabekeldurchmesser der Milz wahrscheinlich vom absoluten Organ gewicht und von der absoluten Organgröße abhängig. Jedoch sind die ermittelten quantitativen Verhältnisse des Trabekelnetzes auch unter Berücksichtigung des absoluten und relativen Milzgewichtes nicht ohne weiteres in den soeben diskutierten Rahmen einzuordnen. Dafür sind zudem die mir zur Verfügung stehenden Vergleichszahlen bei der Katze zu gering. Ich muß daher z. B. die Frage, warum die im etwas wärmeren Hof gehaltenen Katzen in beiden Fällen eine größere Milztrabekelmenge,

mehr Trabekelanschnitte und einen größeren durchschnittlichen Trabekeldurchmesser haben, offenlassen. Vielleicht haben die im Hof bedeutend größeren Temperaturschwankungen diese quantitative Verschiebung, die nicht zufällig sein kann, verursacht. Ich glaube nicht, daß für die Kaninchenmilzen des Sommerversuches dasselbe gilt, denn im Winterversuch läßt die Betrachtung der Beziehungen zwischen dem absoluten und relativen Milzgewicht und dem quantitativen Verhalten der Balken eine Deutung, wie sie oben für den Kältehund und die Kältekatze versucht wurde, nicht zu (vgl. Tabellen 5 und 6). Zum weiteren Vergleich fehlen dazu noch die quantitativen Ergebnisse meiner im Laufen trainierten Kaninchen, die ich erst in einer folgenden Zusammenstellung bringen möchte.

Aus der skizzierten Betrachtung der quantitativen Anatomie des Balkennetzes im Rahmen des veränderten Milzgewichtes bei Hund und Katze im Winterversuch geht insbesondere beim Vergleich mit den Hunden der Tabellen 7 und 8 der starke wachstumsfördernde Einfluß niedriger Außentemperatur auf die Speichermilz wiederum hervor. In Erweiterung der für das Herzgewicht geltenden Angaben Stieves möchte ich annehmen, daß nicht nur das Herzgewicht, sondern die Gewichte aller Organe, die wesentlich Kreislauforgane, d. h. an der Wärmeregulation beteiligt sind, unter Temperatureinfluß verändert werden. Das geschieht wohl proportional ihrer Stellung in der Wärmeregulation.

Bei der Speichermilz ist der Weg der Veränderungen offenbar folgender. Die tieferen Temperaturen zwingen den Organismus zu einer stärkeren Zusammenfassung (vielleicht auch vermehrten Bildung) seiner Erythrocytenreserven. Die Speichermilz, als einziger aktiver Regler des kreisenden Erythrocytenvolumens, wird sich dieser Aufgabe durch Verstärkung ihrer Systole und Diastole anpassen. Hierin besteht die erste Vergrößerung der Milz, die eben wesentlich eine Füllung und auch Entleerung bis zum Äußersten zur Grundlage hat. Diese ist bei den jungen Tieren gleichzeitig der Wachstumsreiz für die erythrocytenspeichernde Pulpa, so daß das ganze Organ dadurch größer wird und das Trabekelnetz im Wachstum relativ zurückbleibt. Dieses wird durch die stärkere Füllung und Entleerung stärker und öfter rhythmisch verspannt, ja zunächst wohl auch gedehnt und gestreckt, und dadurch zum Wachstum angeregt. Wesentlich durch den ersten Vorgang nehmen der durchschnittliche Balkendurchmesser und die relative Milzbalkenmenge ab. Nach Eintreten des echten Wachstums nimmt vor allem dann die Balkenmenge allmählich zu und holt das vorangeilte Organgewicht wieder ein, überholt

es vielleicht, so daß eine überdurchschnittliche Balkenmenge resultiert.

von Herrath (1953) faßt das Retikuloendothel als Kapillarwandung auf, bei der Endothelzellen und Grundhautchen einen einheitlichen, in derselben Ebene liegenden Verband darstellen. Demnach muß dem Retikuloendothel die Polarität der gewöhnlichen, aus hintereinander liegendem Endothel und Grundhautchen bestehenden Kapillaren fehlen. Die Permeabilitätsbedingungen u. a. des Retikuloendothels müssen andere, auch schneller veränderliche sein als die gewöhnlicher Kapillaren. Auf beiden Seiten retikuloendothelialer Membranen dürfte daher u. U. auch häufiger als bei gewöhnlichen Kapillarmembranen derselbe Zustand zu erwarten sein. Zellen- und Faserbildung des Retikuloendothels sind als Ausdruck steter großer Wachstumsbereitschaft gleich lebhaft. So ist auch das dem Wachstum des Trabekelnetzes vorausseilende Organgewicht verständlich, und so erklärt sich der höhere Prozentgehalt der Speichermilz von in der Kälte gehaltenen Hunden und Katzen an roter Pula. Bei den Kaninchen des Winterversuches und bei allen Tieren des Sommer-

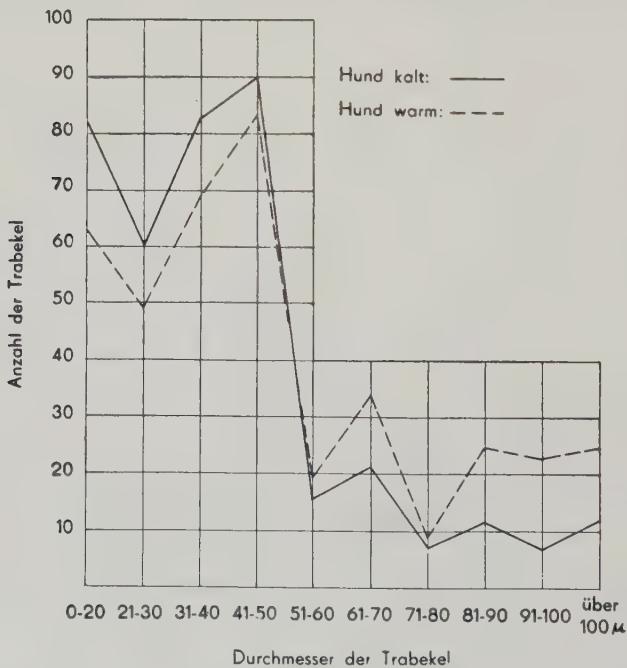


Diagramm 1

Diagramme 1—5. Verteilung der Durchmesser von je 400 gefäßlosen Trabekeln

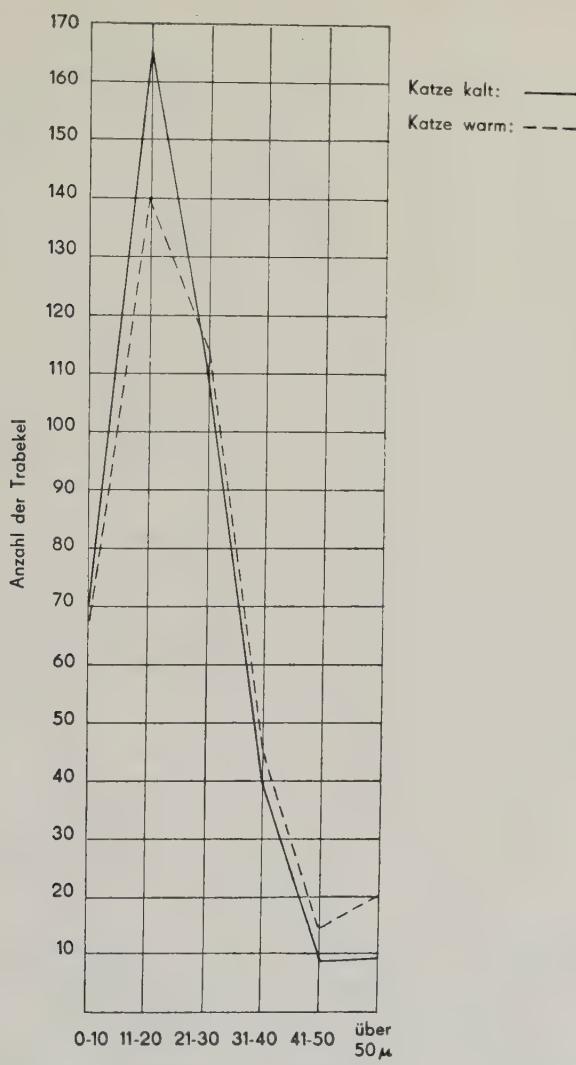


Diagramm 2

versuches ist der Anteil der roten Pulpa am Milzvolumen demgemäß nicht so ausgerichtet (vgl. Tabellen 11 und 12).

Die Aufteilungskurven der gefäßlosen Trabekel auf die einzelnen Durchmesserbreiten sind für die Arten offenbar charakteristisch (vgl. Diagramme 1—5). Die noch unbekannten Ursachen dafür dürften in den artlich verschiedenen Bedingungen des Milzkreislaufes zu suchen sein (Näheres vgl. von Herrath, 1935).

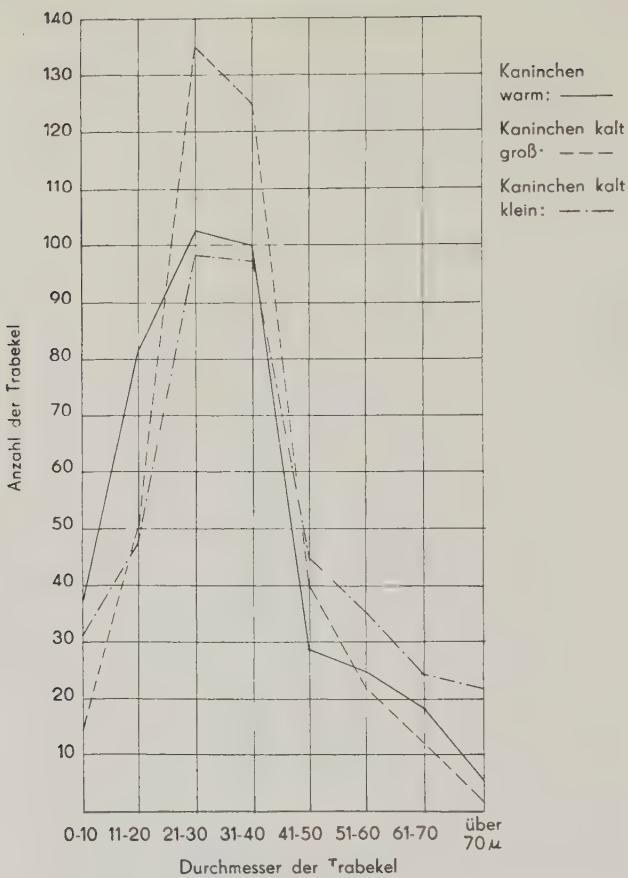


Diagramm 3

Die Vermehrung der feinsten Trabekel durch verstärkte Verlängerung und Verzweigung ist in den Speicherhilzen von Hund kalt und Katze kalt des Winterversuches deutlich (Diagramm 1 und 2) und scheint in den Kaninchenhilzen desselben Versuches zu fehlen (Diagramm 3). Dieses Verhalten stimmt völlig mit dem in der Milz trainierter Hunde überein (von Herrath, 1937, 1939). Eine ähnlich deutbare Ausrichtung der Durchmesserkurven ist im Sommerversuch kaum vorhanden, der somit auch hier die negative Bestätigung der Deutung des Winterversuches ist. Weiteres lässt sich mangels breiterer Vergleichsgrundlage aus den Durchmesserkurven zunächst nicht herauslesen.

Ebensowenig ist der verschiedene Muskelgehalt des Trabekelnetzes schon jetzt deutbar (vgl. Tabellen 9 und 10), auf dessen

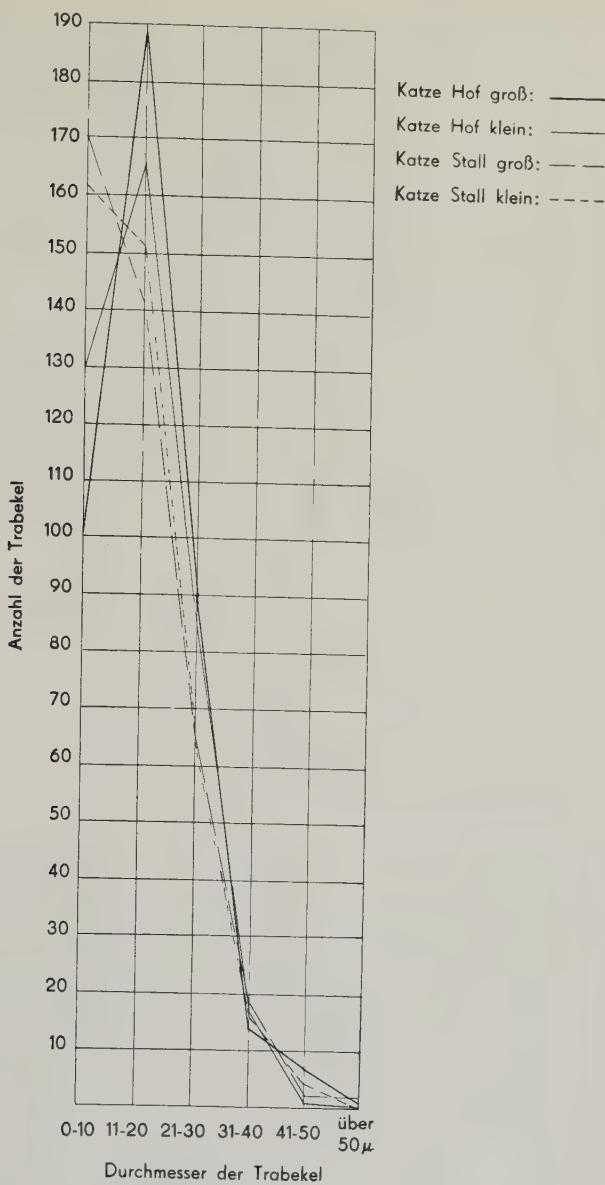


Diagramm 4

artliches Verhalten ich schon früher hinwies (1935). Das Milz-lymphgewebe des im Kalten aufgezogenen Hundes und der Katze scheint ebenso wie nach Lauftraining geringer als bei den jeweiligen Vergleichstieren (vgl. Tabellen 4 und 9). Bei allen übrigen

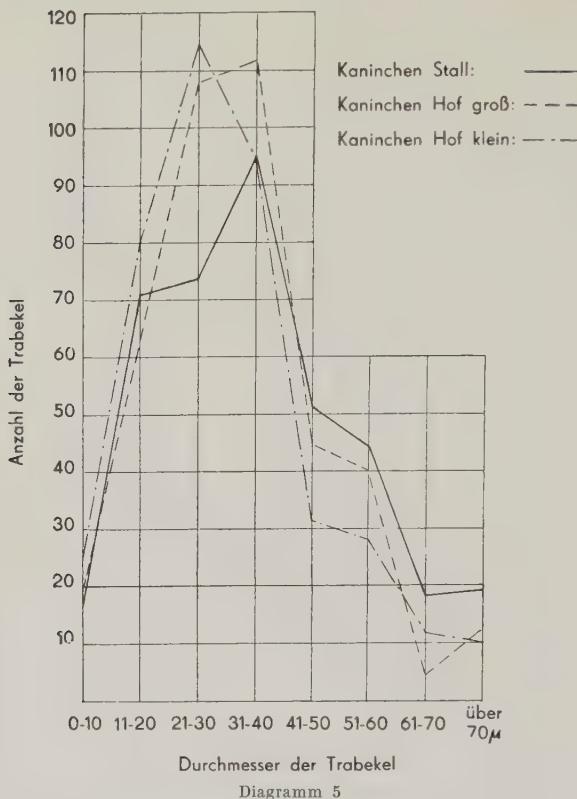


Diagramm 5

Tieren ist die rote Pula abgesehen von den bekannten artlichen Unterschieden ohne leicht erkennbare Ursache aber unterschiedlich ausgeprägt (vgl. dazu auch Tabellen 11 und 12). Auch die zelluläre Zusammensetzung ergab in den einzelnen Milzen keine weiteren Anhaltspunkte für Wachstum oder Regression. Gerade bei vergleichender Betrachtung normaler Veränderungen des Lymphgewebes müßte zudem das hier sicher verschiedene relative Alter der Versuchstiere beachtet werden, über das aber genauere Vergleiche nicht vorliegen.

Zusammenfassung

Die Speichermilz von Hund und Katze empfängt im Gegensatz zu der Stoffwechselmilz des Kaninchens durch Kälteeinwirkung einen starken Wachstumsreiz, durch den das Milzgewicht in enger Relation zum steigenden Herzgewicht zunimmt. Diese Gewichtsansteige nach Temperatureinwirkung erfolgen schneller und sind endgültig bedeutender als die nach langem Lauftraining.

Sie sind zunächst wohl durch hyperplastisches Wachstum des Retikuloendothels bedingt, dem als besonders gebauter Kapillarwandung Veränderungen des Strombahnquerschnittes obliegen müssen. Erst später sproßt auch das Trabekelnetz, verlängert und verzweigt sich stärker, so daß die Anschnitte feiner Trabekel im Gesichtsfeld zunehmen, der durchschnittliche Trabekeldurchmesser sich verringert. Die Durchmesserkurven der Trabekel sind artlich charakteristisch verschieden. Der Milzerythrocytenspeicher steht in erster Linie im Dienste der Wärmeregulation. Die weiße Pulpa scheint im Gegensatz zum Trabekelnetz unter Kälteeinwirkung abzunehmen; jedoch fehlen an ihr intensivere Zeichen des Wachstums oder der Involution. Das Verhalten der Gewichte der großen Körperorgane von Hunden, Katzen und Kaninchen nach Kälteeinwirkung und Lauftraining wird verglichen. Der Temperaturreiz ist auch hier im allgemeinen, wenn auch unterschiedlich, wirksamer als der körperlicher Arbeit.

Schrifttum

- Barcroft, J.: Alterations in the volume of the normal spleen and their significace. Amer. J. Sci. **179** (1930) 1—10. — Barcroft J. und R. H. E. Elliot: Some obsevations on the denervated spleen. J. Physiol. **87**. 189—197, 1936. — Blumenthal, I.: Die Milz des Elches (Alces, alces L.). Z. mikr.-anat. Forsch. **58** (1952) 230—255. — Brandt, W.: Grundzüge einer Konstitutionsanatomie Julius Springer: Berlin, 1931. — Eppinger, H.: Die Bedeutung der Blutdepots für die Pathologie. Klin. Wschr. I (1930) 5—12. — Glimstedt, G.: Acta path. et microbiol. scand. (Dän.) **30** (1936). — Goldammer, H.: Vitamin B₁ und Milzgewicht. Inaug. Diss. Breslau, 1939. — Hartwig, H.: Die makroskopischen und mikroskopischen Merkmale und die Funktion der Pferdemilz in verschiedenen Lebensaltern und bei verschiedenen Rassen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **55** (1950) 287—410. — Henning, N.: Experimentelle Untersuchungen über die Milzsperre. Z. exper. Med. **54** (1927) 317—325. — v. Herrath, E.: Vergleichend-quantitative Untersuchungen an acht verschiedenen Säugermilzen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **37** (1935) 389—406. — Ders.: Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Säugermilz. 1. Der Einfluß des Lauftrainings auf die Differenzierung der Milz heranwachsender Tiere. a) Hunde. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **42** (1937) 1—32. — Ders.: Experimentelle Ergebnisse zur Frage der Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Säugermilz. Erg.-H. Anat. Anz. **85** (1938) 196—207. — Ders.: Zur vergleichenden Anatomie der Säugermilz und ihrer Speicher- und Abwehraufgaben. Zugleich ein Beitrag zur Typologie der Milz und zum Problem der artlich und individuell verschiedenen Milzgröße. — Med. klin. **41** (1938). — Ders.: Die Milztypen beim Säuger. Erg.-H. Anat. Anz. **87** (1939) 247 bis 255. — Ders.: Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen

zwischen Bau und Funktion der Säugermilz. 1. Der Einfluß des Lauftrainings auf die Differenzierung der Milz heranwachsender Tiere. b) Hunde. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **45** (1939) 111—156. — Ders.: Milz und Wärmeregulation. Anat. Anz. **91** (1941) 20—31. — Ders.: Beiträge und Fragestellungen zu einigen anatomischen Problemen des peripheren Kreislaufes. Med. Rundsch. **1** (1947) H. 5. — Ders.: Die Morphologie des Retothelialen Systems. Verh. dt. Ges. Pathol. **37**. 1953. von Herrath, E. und N. Dettmer: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Gitterfasern. Z. wiss. Mikr. **60**. 1951. — Hett, J. Der Einfluß höherer Außentemperatur auf Leber und Milz der Hausmaus. Verh. Anat. Ges. **57**. 1923. — Hoepke, H.: Die Milz von Igel und Fledermaus in und nach dem Winterschlaf. Erg.-H. Anat. Anz. **72** (1931) 216—228. — Ders.: Die Stellung des Lymphgewebes im Säure-Basen-Haushalt des Körpers. Klin. Wschr. **17** (1932) 1644—1647. — Hoffmann, A.: Der Einfluß des Trainings auf die Skelettmuskulatur. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **43** (1938) 595—622. — Jakobs, H.: Über das normale Gewicht der Milz im Kindesalter und über seine Beeinflussung durch Infektionskrankheiten. Virchows Arch. **294** (1934) 453—464. — von Krogh, Chr.: Zur Morphologie der Kaninchenmilz. Anthropol. Anz. **13** (1936) 89—100. — Krzywanek, Fr. W.: Weiteres über die neuerkannte Milzfunktion. Berlin. Tierärztl. Wschr. **45** (1929) 69. — Parin W. und W. N. Tscherenigowsky: Der Einfluß einer lokalen Wärmereizung der Haut auf die Zusammenziehung der Milz. Fiziol. Z. **20**. 624—634, 1936. — Patsouri, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung der Blockierung des retikuloendothelialen Systems auf den Widerstand des Organismus gegen Abkühlung. Z. exper. Path. u. Ther. **101** (1937) 149—154. — Rogers, F. T. and R. W. Lackey: The variations of the water content of the blood included by atmospheric temperature changes in normal and splenectomized animals. Amer. J. Physiol. **86** (1928) 34—38. — Romeis, B.: Über den Einfluß erhöhter Außentemperatur auf Leber und Milz der weißen Maus. Virchows Arch. **247** (1923) 225 bis 235. — Sasybin, N.: Histopathologische Veränderungen der blutbildenden Organe bei Einwirkung hoher Temperaturen. Virchows Arch. **292** (1937) 114—128. — Scheunert, A. und Fr. W. Krzywanek: Die Milz als Blutkörperchenreservoir. Methodische Bemerkungen zur Frage des Zusammenhangs von Blutbeschaffenheit und Konstitution. Z. Tierzücht. **9** (1927) 113—116. — Stieve, H.: Über den Einfluß der Umwelt auf die Größe des Herzens. Med. Klin. Nr. 1 und 2, 1938. — Thauer, R.: Der Mechanismus der Wärmeregulation. Erg. Physiol. **41** (1939) 607—805. — F. Tischendorf: Über die Elefantenmilz. Ein Beitrag zur Frage der Milztypen. Z. Anat. **116** (1953) 577—590. — Tietze, K.: Über die Beziehungen zwischen Schilddrüsensekretion und Milzgröße. Z. Anat. u. Entw.gesch. **80** (1926) 726—749. — Tscherenigowski, W. N. und Ch. B. Kellman: Über den Einfluß thermischer Reize auf die Milz. Fiziol. Z. **29** (1940) 26. — Wislicki, L.: Die Schilddrüse als ein Regulator der kreisenden Blutmenge und ihre Wirkung auf das Blutdepot der Milz. Z. exper. Med. **71** (1930) 696—719.

*Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut
der Johann Wolfgang Goethe Universität, Frankfurt a. Main
Dir.: Prof. Dr. med. D. Starck*

Zur Entwicklung des Chondrocraniums der Gattung *Bradyptus*

Von

Rolf Schneider

Mit 42 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 18. Mai 1954)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	210
Material und Methode	211
Beschreibender Teil	213
Regio occipitalis	213
Regio otica	219
Regio orbitotemporalis	232
Regio ethmoidalis	242
Visceralskelett	254
Deckknochen	257
Vergleichender Teil	269
Regio occipitalis	269
Regio otica	272
Regio orbitotemporalis	278
Regio ethmoidalis	286
Deckknochen	289
Zusammenfassung	293
Schlußbetrachtung	296
Schrifttum	300

Einleitung

Durch die Arbeiten von Starck (1941) über *Manis javanica* Desm. und Reinbach (1952) über *Dasypus novemcinctus* ist nicht nur die Kenntnis der Morphologie des Chondrocraniums wesentlich erweitert, sondern auch eine Gruppe des Tierreiches wieder mehr in den Mittelpunkt des Interesses gerückt worden, die von jeher mehr Beachtung verdient hätte. Die alte Sammelgruppe der Edentaten umfaßte neben den Xenarthra, zu denen *Bradypus* und *Dasypus* zählen, noch die Pholidoten und Tubulidentaten, die nach der Klassifikation von Simpson jetzt getrennte Ordnungen darstellen. Als Vertreter der Pholidoten wurde durch Starck *Manis* untersucht, während die Morphologie des Chondrocraniums der Tubulidentaten außer einer Abbildung eines alten Stadiums von *Orycteropus* durch Parker noch völlig unbekannt ist. Aber auch bei den Xenarthra ist die wichtige Gruppe der Myrmecophagiden mit drei Gattungen noch gänzlich unbekannt, so daß es dringend wünschenswert wäre, auch hier Untersuchungen anzustellen.

Von den Xenarthra wurde bis jetzt *Dasypus* von Fawcett und Reinbach und *Zaedyus* durch Reinbach untersucht. Es schien uns zunächst von Interesse einen weiteren Vertreter dieser Ordnung im Hinblick auf die Schädelentwicklung kennenzulernen und damit eine deutlich fühlbare Lücke zu schließen. Genau so reizvoll war die sich daraus ergebende Möglichkeit, drei Vertreter der ehemaligen Ordnung der Edentaten, die so vielgestaltige und stark spezialisierte Formen umfaßte, auf Grund der Genese des Craniums miteinander zu vergleichen. Außer dem in M. Weber „Die Säugetiere“ Band I abgebildeten Modell eines 17,5 mm großen Embryos von *Bradypus cuculliger*, das de Burlet angefertigt hat, zu dem aber leider jede Beschreibung fehlt, finden sich nur noch bei Parker (1885) Angaben über das Cranium von *Bradypus*, die jedoch kaum Anspruch auf Vollständigkeit erheben können, da die Ergebnisse meist nur an älteren Exemplaren mittels unzureichender Präpariertechnik gewonnen wurden.

Es gelang uns dank der freundlichen Unterstützung durch die Herren Prof. Dr. Starck, Prof. Dr. Mertens und Dr. Felten vom Senckenberg-Museum Frankfurt (Main) und Prof. Dr. Elze, Anat. Institut Würzburg sechs verschieden alte *Bradypus*embryonen

für die geplante Untersuchung zu erhalten, wofür ich an dieser Stelle herzlich danke. Nur Untersuchungen an möglichst eng seriertem Material können uns wesentlichen Aufschluß über die Prozesse geben, die bei der Ontogenese ablaufen. Erst hierbei lassen sich Rückschlüsse auf die Zusammenhänge zwischen Onto- und Phylogeneze ziehen und Vergleiche mit verwandten Arten auf sicherer Grundlage anstellen. Schon Starck (1941) und Reinbach (1952) haben diese Forderung mit Recht erhoben und eingehend begründet, so daß ich auf diese Arbeiten verweisen darf. Auch die Frage des sog. „Stadium optimum“ ist von Augier und Reinbach angegangen worden und es ist richtig, wenn sie zu dem Schluß kamen, daß ein solches für den gesamten Schädel nicht existiere. Wir stimmen ihnen darin voll zu und können auf Grund unserer Beobachtungen bestätigen, daß für die einzelnen Teile des Craniums (Chondrocranium und Deckknochen) der Zeitpunkt der optimalen Entwicklung ganz verschieden liegt. Insbesondere sind es die oft leider vernachlässigten Spätstadien, die uns wesentliche Aufschlüsse über die Genese der Schädelemente geben.

Im folgenden sollen die Daten des Untersuchungsmaterials geordnet nach dem mutmaßlichen Alter der Exemplare kurz zusammengestellt werden.

Exemplar A:

Bradypus tridactylus. L. II. Coll. Starck

32 mm Gesamtlänge, Fixation unbekannt, jedoch gut fixiert.
Entkalkung in 5% HNO_3 , Boraxcarminstückfärbung,
Paraffineinbettung n. Peterfi.
Querschnittserie, 10 μ , Färbung Azan.

Exemplar B:

Bradypus spec. III. Coll. Anat. Institut Würzburg

36 mm SSL (Zirkelmaß), 17,5 mm größte Kopflänge, Fixation unbekannt, stark geschrumpft, deswegen sehr wahrscheinlich älter als Maße erwarten lassen.
Entkalkung, Stückfärbung und Einbettung wie bei Exempl. A.
Querschnittserie, 15 μ , Färbung Azan.

Exemplar C:

Bradypus spec. VI. Coll. Senckenberg-Museum

64 mm SSL (Zirkelmaß), 24 mm größte Kopflänge.
Fixation unbekannt, jedoch gut fixiert.
Entkalkung und Stückfärbung wie bei Exempl. A.
Celloideinbettung.
Sagittalschnittserie, 40 μ , Färbung Azan.

Exemplar D:

Bradypus tridactylus. L. I. Coll. Starck

63 mm Gesamtlänge (Zirkelmaß), 25 mm größte Kopflänge.

Fixation unbekannt, jedoch gut fixiert.

Entkalkung und Stückfärbung wie bei Exempl. A.

Celloideinbettung.

Querschnittserie, 30 μ , Färbung Azan.

Exemplar E:

Bradypus infuscatus Wagl. IV. Coll. Anat. Institut Würzburg

150 mm SSL (Zirkelmaß), 40 mm größte Kopflänge.

Fixation unbekannt, relativ gut fixiert.

Entkalkung und Stückfärbung wie bei Exempl. A.

Celloideinbettung.

Querschnittserie, 45 μ , Färbung Azan.

Exemplar F:

Bradypus spec. V. Coll. Anat. Institut Würzburg

165 mm SSL (Zirkelmaß), 41 mm größte Kopflänge.

Fixation fragl. Karbolalkohol, relativ gut fixiert.

Paramedian sagittal durchschnitten, größere Schädelhälfte entkalkt und stückgefärbt wie bei Exempl. A.

Celloideinbettung.

Sagittalschnittserie, 60 μ , Färbung van Gieson.

Außerdem stand uns ein median sagittal durchschnittener Kopf eines erwachsenen *Bradypus spec.* und mehrere mazerierte Schädel beides Coll. Starck zur Verfügung.

Die Modelle wurden nach der Bornschen Wachsplattenrekonstruktionsmethode angefertigt. Alle Modelle erhielten nach der fertigen Montage vor dem Lackieren einen Anstrich mit Spachtelkitt, der sich als außerordentlich vorteilhaft erwies, da er den Modellen eine größere Bruch- und Stoßfestigkeit verlieh und eine gute Isolierschicht zwischen Wachs (Gemisch von Hartwachsen und Ceresinen verschiedener Schmelzpunkte) und Farbe darstellt. Es wurden so die häufig auftretenden kleinen Risse und Sprünge, die eine Folge der verschiedenen starken Ausdehnung des Wachses und der Farbhaut sind, vermieden. Nachstehende Tabelle gibt eine Übersicht über die angefertigten Modelle:

Exemplar A:

Modell der li. Schädelhälfte, 30fach vergrößert (in der Abbildung spiegelbildlich ergänzt).

Modell der re. Nasenhälfte, 30fach vergrößert.

Exemplar D:

Modell des Schädels, 15fach vergrößert.

Modell der re. Ohrkapsel mit Schädelbasis, 36fach,

re. Regio orbito-temporalis, 36fach und

re. Nasenhälfte, 36fach vergrößert.

Schleimhautrelief, als Ausguß der Nasenhöhle modelliert, 36fach vergrößert.

Exemplar E:

Modell der li. Schädelhälfte, 15fach vergrößert (in der Abbildung spiegelbildlich ergänzt).

Exemplar F:

Modell der Schädelbasis im Bereich der Anlage des Entotympanicum, 15fach vergrößert.

Die Schnittabbildungen sind, sofern nicht besonders vermerkt, alle nach der Serie D bei 15facher Vergrößerung gezeichnet.

Beschreibender Teil*Regio occipitalis*

Der occipitale Teil der Basalplatte, der dem caudalen Abschnitt der pars chordalis Fawcett entspricht, ist beim jüngsten von uns untersuchten Embryo (Stad. A) relativ schmal, gewinnt aber

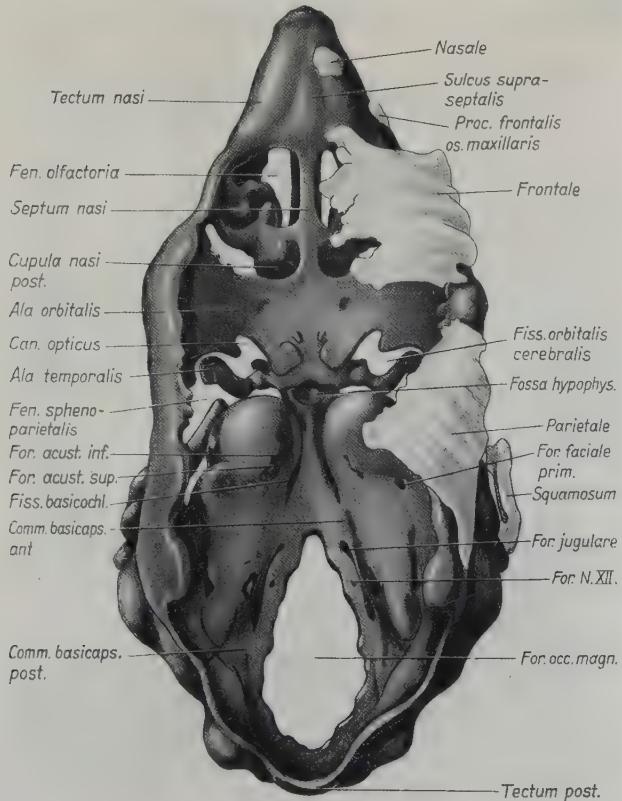


Abb. 1. *Bradypus tridactylus*, Stadium A. Modell des Chondrocraniums in 30facher Vergrößerung. Ansicht von oben. Deckknochen hell

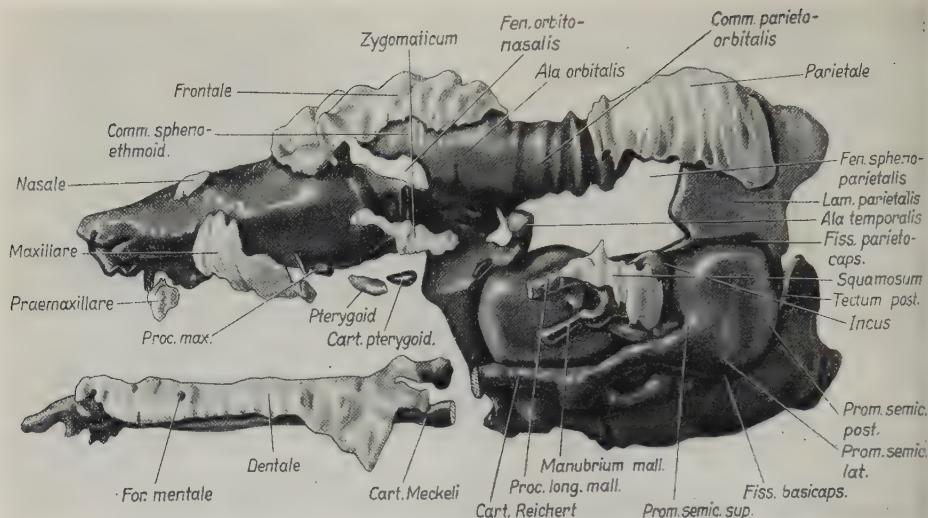


Abb. 2. *Bradypus tridactylus*, Stadium A. Das gleiche Modell wie Abb. 1, Ansicht von der linken Seite. Unterkiefer aus seiner natürlichen Lage entfernt. Schnittflächen schraffiert

mit zunehmender Entwicklung an Breite. Die Basalplatte begrenzt mit zwei Schenkeln die Vorderseite des *For. occipitale magnum*, das rhombisch-längsovale Form hat. Auf der Ventralseite sitzen dicht neben dem *For. occipit. magn.* lateral die *Condyli occipitales*. Sie stellen in der Längsrichtung konvexe, flache Erhebungen dar, deren Gelenkflächen nach caudal lateral zeigen und mit entsprechend konkav geformten *Massae lat. atl.* getrennt abgekapselte Gelenke bilden. Die Hinterhauptskondylen sind bei allen Stadien gut abzugrenzen. Ein *Proc. paracondylicus*, wie ihn de Burlet bei *Bradypus cuculliger* abgebildet hat, konnte von uns nicht gefunden werden. Dicht vor den *Condyli occipit.* finden wir jederseits ein *For. hypoglossi*, das von medial nach lateral caudal auf geradem Wege die Basalplatte durchbohrt und außer dem N. XII. eine Vene durchtreten lässt. Bei Exemplar A geht vom eigentlichen Hypoglossuskanal ein kurzer Seitengang ab, der zur *Fissura metotica* zieht und von ihr nur durch einen dünnen Mesenchymstreifen getrennt ist. Dieser Befund mag als Rest einer frühen Zweiteilung des *For. hypoglossi* gedeutet werden. Die relativ breiten, aber dünnen *Pila occipitalia* sind nach lateral konkav gebogen und stehen über die *Comm. occipito-capsularis* mit der Ohrkapsel in Verbindung. Die Kommissur

wird durch eine äußere und innere Furche von der Ohrkapsel abgegrenzt und ist demzufolge sehr dünn. Sie wird mit zunehmender Weiterentwicklung immer schwächer und schmäler, so daß schließlich bei Stadium E keine feste Verbindung zwischen Ohrkapsel und Occipitale mehr besteht. Das *Tectum posterius* begrenzt die hintere Partie des For. occ. mag. und steht nur bei Stadium A mit der Ohrkapsel durch eine schmale Knorpelbrücke in Kontakt, die jedoch bald durch die Ausbildung der großen *Fiss. supraoccipito-caps.* verdrängt wird. Außerdem wird das nach vorn gewölbte *Tectum post.*, das sich in vertikaler Richtung erhebt, bei diesem Exemplar durch einen dünnen Knorpelstreifen mit der *Lamina parietalis* verbunden, der jedoch ebenfalls der Resorption verfällt. Die *Chorda dorsalis* oder Reste von Chordagewebe konnten nur bei Exemplar A nachgewiesen werden. Es fanden sich unzusammenhängende Reste von Chordagewebe, die

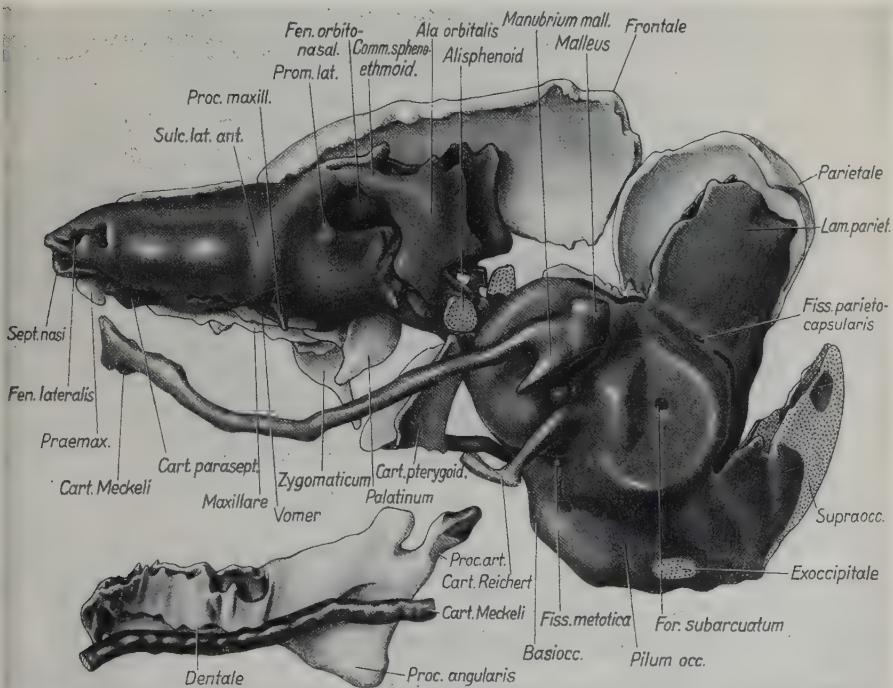


Abb. 3. *Bradypus tridactylus*, Stadium D. Modell des Chondrocraniums in 15facher Vergrößerung. Ansicht von der linken Seite. Die Deckknochen sind nur auf der rechten Seite dargestellt. Unterkiefer aus seiner natürlichen Lage entfernt. Reichertscher Knorpel vor der Ohrkapsel abgeschnitten. Deckknochen hell, Ersatzknochen punktiert

der von de Burlet für *Bradypus* beschriebenen ventralen anterobasilären Lage der Chorda entsprachen.

Die Ersatzverknöcherungen der occipitalen Region treten an mehreren Abschnitten ziemlich zur gleichen Zeit (Stad. D) auf (Abb. 4). So findet sich zunächst das *Basiooccipitale* als unregel-

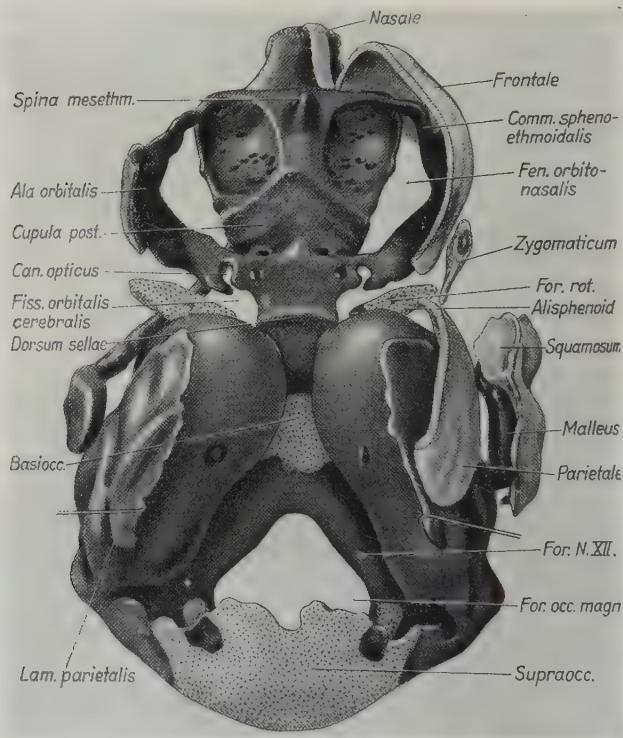


Abb. 4. *Bradypus tridactylus*, Stadium D. Das gleiche Modell wie Abb. 3. Ansicht von oben. Die Deckknochen sind auf der rechten Seite entfernt, soweit sie den Einblick in das Schädelinnere verdecken. Die Lam. alares sind auseinandergezogen, um die Ohrkapseln besser sichtbar zu machen

mäßig begrenzter Knochenkern in dem verschmälerten, zwischen den Ohrkapseln liegenden Teil der Basalplatte, ohne im Anfang das For. occ. magn. zu erreichen. Erst später verknöchern die beiden das Hinterhauptsloch umgreifenden Schenkel (Stad. E) bis auf zwei kleine Knorpelzonen in der vorderen Krümmung des For. occ. magn. Das *Exoccipitale* erscheint als zentraler Knochenherd in den Pila occipit. Bei weiterer Ausdehnung des Knochens bleibt jedoch auch hier ein schmaler Knorpelstreifen

an den Seiten des Hinterhauptsloches erhalten, der größere Ausdehnung im Bereich der Condyli occipit. aufweist. Das Grenzgebiet zwischen Basi- und Exoccipitale, in dem das For. hypoglossi liegt, bleibt lange Zeit unverknöchert. Erst spät setzt hier die Knochenbildung von der Fiss. metotica in Richtung auf das

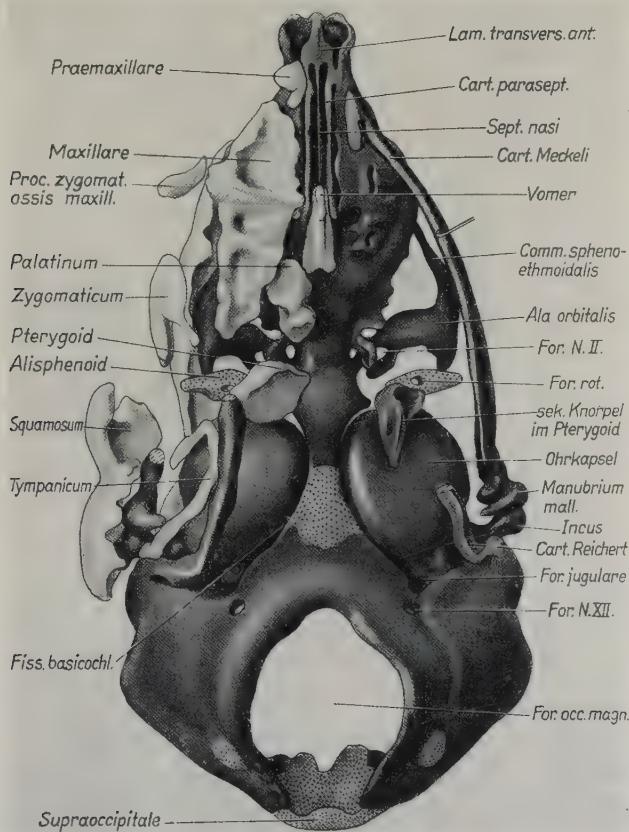


Abb. 5. *Bradypus tridactylus*, Stadium D. Das gleiche Modell wie Abb. 3 Ansicht von unten. Der Meckelsche Knorpel wurde zur Seite gezogen, die Reichertschen Knorpel abgeschnitten (Schnittfläche schraffiert). Unterkiefer auf der rechten Seite entfernt, ebenso die Deckknochen der linken Schädelhälfte

For. occ. magn. ein. Das *Supraoccipitale* tritt als großer Knochen im Tectum post. auf. Es weist am oberen Rande in der Mitte eine kleine Incisur auf, die durch seitlich vorspringende Knorpelzapfen noch vertieft wird. Daran schließt sich beidseitig ein kleiner Knorpelbezirk, der vom oberen Rand her in das knöcherne

Supraoccipitale eingeschoben erscheint. Der freie seitliche Rand des Tectum post. bleibt zunächst noch knorpelig, während der hintere vom Tectum post. gebildete Rand des For. occ. magn. völlig verknöchert ist. Hierbei hat sich etwa in der Mittellinie ein kleiner Knochenvorsprung ausgebildet, der in das For. occ. magn. hineinragt. Es ist dabei an einen Zuwachsknochen zu denken, wie ihn Reinbach 1952 bei *Dasypus* gefunden hat. Auch beim erwachsenen Tier ist an dieser Stelle ein kleiner Knochenzapfen zu sehen. Der zwischen den oben geschilderten

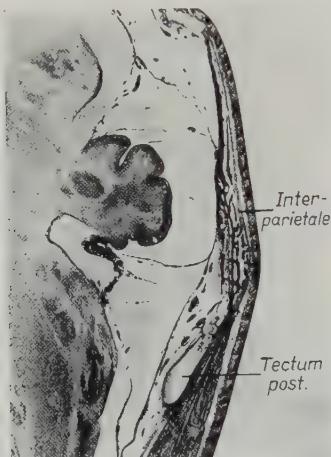


Abb. 6. *Bradypus tridactylus*, Stadium C.
Hinterhauptsregion etwa 15fach vergrößert.
Sagittalschnitt

Knorpelbezirken auftretende Knochen des Supraoccipitale kann als fest mit dem Supraoccipitale verschmolzenes Interparietale gedeutet werden (Abb. 6), wie wir es bei dem etwas jüngeren Stadium C bei sagittaler Schnittrichtung deutlich beobachten konnten. Das *Interparietale* scheint nur sehr kurze Zeit isoliert zu sein, um dann fest und nicht mehr nachweisbar mit dem Supraoccipitale zu verwachsen. Bei den ältesten Foeten (Stad. E und F) ist das Tectum post. völlig verknöchert und das Supraoccipitale hängt kontinuierlich mit dem Exoccipitale zusammen. Auffällig sind bei Exemplar E kleine Knochenvorsprünge im Bereich der früheren Comm. supraoccipito-caps., die als Vorbereitung einer das Parietale und Temporale von innen und außen umgreifenden Naht anzusehen sind. Vielleicht wird dann

auch eine feste Verbindung zwischen dem caudalen Abschnitt des Petrosum und dem Occipitale wieder hergestellt werden.

Regio otica

Die Basalplatte der Regio otica stellt die Fortsetzung des occipitalen Basalplattenteiles dar. Sie weist eine typische Verschmälerung im Bereich der vorderen Ohrkapselhälften auf, die mit zunehmender Entwicklung abnimmt; d. h. die Basalplatte verbreitert sich in dem Maße, wie sich die Ohrkapseln von der Medianen entfernen und nach lateral umgelegt werden. Die Ohrkapseln sind so in den Schädel eingebaut, daß die Verlängerung ihrer caudo-rostralen Achsen sich etwa in der Gegend der Spina mesethmoidalis treffen würden, dadurch daß ihr rostral Pol der Medianachse näher liegt und gegenüber dem canaliculären Abschnitt erhöht ist. Dementsprechend hilft der vestibulo-canaliculäre Teil im wesentlichen die Seitenwand des Chondrocraniums bilden, während der cochleare Abschnitt mehr an der Bildung der Basis beteiligt ist, was insbesondere auch dadurch bedingt ist, daß die Pars cochlearis gegen die Pars canalicularis verdreht ist (Abb. 1 und 4). Das Größenverhältnis der Ohrkapsel — ausgedrückt in ihrer größten Länge zur größten Länge des Schädels — ändert sich mit zunehmender Entwicklung zugunsten des Schädels. Es beträgt bei Exemplar A: 1:2,5; bei Exemplar D: 1:3 und bei Exemplar E 1:3,9. Die Verschiebung des Verhältnisses ist durch ein verstärktes späteres Wachstum des Schädels bei relativem Zurückbleiben der Ohrkapsel bedingt. Die Ohrkapsel wird bei Stadium A durch die *Comm. basicapsularis post.* und *ant.* mit der Basalplatte verbunden. Zwischen beiden Kommissuren liegt die die Ohrkapsel von der Basis trennende *Fissura basicapsularis*, die nach Auflösung der vorderen basikapsulären Kommissur bei Stadium D. vom Foramen caroticum vor dem rostralen Ohrkapselpol bis zur *Comm. basicaps. post.* reicht. Zwischen dieser und der *Comm. occipito-capsularis* findet sich die *Fiss. metotica* (For. jugulare). Sie stellt einen langgezogenen zur Ohrkapsel konkaven Spalt dar, durch dessen hinteres Ende die Nerven der Vagusgruppe und die *V. jugularis int.* ziehen. Bei den älteren Embryonen (Stad. E und F) fehlen die basicapsulären Kommissuren völlig, so daß die *Fissura basicapsularis* in ihrem hinteren Abschnitt die *Fiss. metotica* enthält. Sehr bald wird dann als letzte die *Comm. occipito-capsularis* aufgelöst, so daß die Ohr-

kapsel ohne jede knöcherne oder knorpelige Verbindung mit dem Schädel bleibt (Stad. E). Die so entstandene basi-occipito-capsuläre Fissur ist im rostralen Abschnitt außerordentlich schmal, erweitert sich dann in der Gegend der ehemaligen Fiss. metotica zum Durchtritt der Nerven und Gefäße, um sich gegenüber dem Occipitale wieder zu verengern.

Die Ohrkapsel überragt die Basalplatte auf der Ventralseite kaum. Auf der Außenseite ist in den späteren Stadien die pars canalicularis durch eine gut entwickelte *Crista parotica* von der pars cochlearis getrennt, während auf der Innenseite an dieser Stelle eine flache Furche beobachtet wird.

Die Pars canalicularis geht bei den jüngeren Stadien (Stad. A bis D) mittels einer knorpligen *Comm. parieto-capsularis* in die *Lamina parietalis* über, die jedoch durch eine innere und äußere Furche deutlich von der Ohrkapsel abgrenzbar ist. Die Lamina parietalis ist recht hoch und nach medial eingebogen. Ihr oberer und vorderer Rand ist unregelmäßig geformt. Bei jüngeren Exemplaren besteht eine knorpelige *Comm. parieto-orbitalis*, die die Lamina parietalis mit der Ala orbitalis verbindet und die Fenestra spheno-parietalis nach oben begrenzt (Abb. 1 und 3). Bei Exemplar D entwickelt sich von caudal her eine Fissura parieto-capsularis, die zunächst noch von schmalen Knorpelbrücken durchzogen wird (Foramen jugulare spurium).

Wir unterscheiden an der Ohrkapsel

1. die lateral hintere Fläche. Sie zeigt am oberen Rande einen bogenförmigen Vorsprung, die *Prominentia can. semicircularis ant.* Sie setzt sich in einen caudalwärts verlaufenden Wulst, die *Prom. can. semicircularis post.*, fort, die hauptsächlich die hintere Begrenzung der Ohrkapsel darstellt. Schließlich stehen beide mit einer dritten gebogenen Vorwölbung, der *Prom. can. semicircularis lat.* in Verbindung. Etwa parallel zu letzterer verläuft in oraler Richtung die Crista parotica, die besonders deutlich bei den älteren Exemplaren (Stad. D und E) zu erkennen ist, während die Bogengänge als oberflächenformende Elemente sich bei den jungen Embryonen am stärksten bemerkbar machen, da die oben beschriebenen Prominenzen bei weiterer Entwicklung weitgehend ausgeglichen werden. Die gesamte Knorpelfläche zwischen den Bogengängen, die *Massa angularis*, erscheint trichterförmig eingesunken und weist an der tiefsten

Stelle eine Öffnung auf, das mit Bindegewebe und Gefäßen gefüllte *Foramen subarcuatum*. Es stellt einen Durchbruch zur 2. medial hinteren Fläche dar. Ihre Begrenzung bilden bei den jüngeren Embryonen (Stad. A bis D) die basi- und occi-

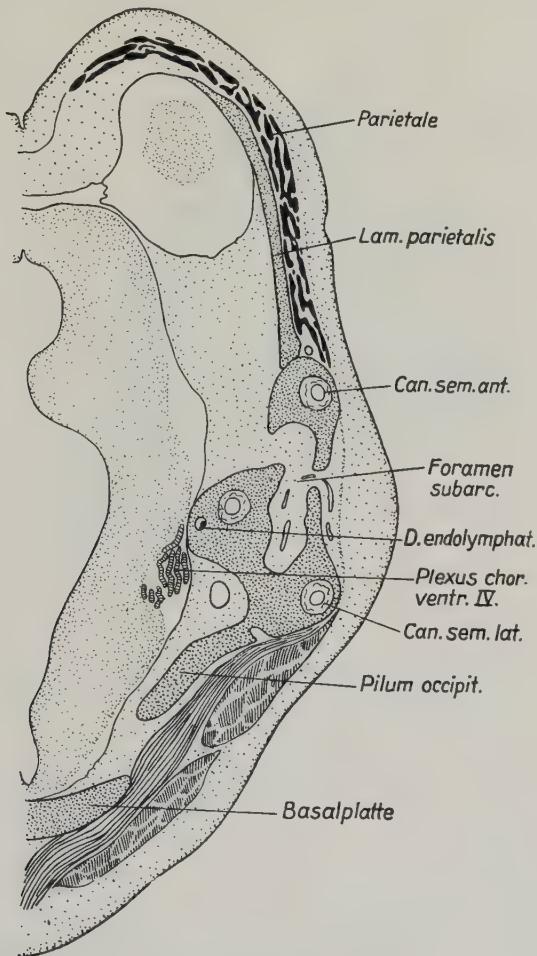


Abb. 7. Stadium D. Schnitt durch den kanalikulären Teil der linken Ohrkapsel. 15fach

pitocapsulären Kommissuren bzw. die gleichnamigen Fissuren. Die lateral und medial hintere Fläche der Ohrkapsel kann in ihrer Form mit einem Halbkreis verglichen werden, dessen Sehne in Gegend der Crista parotica lateral bzw. in der Furche, die durch Vorspringen der Pars cochlearis medial entstanden ist, zu

liegen kommt. Das Oberflächenrelief läßt nicht so deutlich wie die Außenseite die Bogengänge erkennen. Die sonst mäßig konvexe Fläche bildet in der Mitte eine tiefe Grube, die *Fossa subarcuata*. Sie enthält Bindegewebe und Blutgefäße und steht nach lateral mit dem oben erwähnten Durchbruch in Verbindung. Eine engere Beziehung zum Flocculus cerebelli oder dem Plexus chorioides ventr. IV. besteht bei den von uns untersuchten Embryonen nicht. Die Fossa subarcuata dehnt sich innerhalb der Pars canalicularis zu einer bindegewebig ausgefüllten Höhle, dem *Recessus angularis*, aus. Eine Verbindung zu den Bogengängen die überall von Knorpel, bzw. Knochen, umgeben sind, konnte nie beobachtet werden. Bei Stadium E wird das For. subarcuatum durch einen isolierten Knochen außen abgeschlossen, der später wahrscheinlich mit der verknöcherten Ohrkapsel verschmilzt (Abb. 15). Etwa auf halber Höhe zwischen Fossa subarcuata und unterem Rand der Ohrkapsel findet sich in einer kleinen Nische das *For. endolymphaticum*. Der *D. endolymphaticus* verläuft nach seinem Ursprung aus dem Utriculus dicht neben der Einmündung

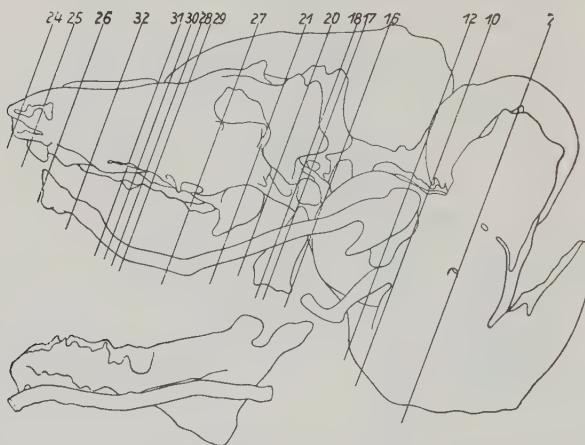


Abb. 8. *Bradypus tridactylus*, Stadium D. Umrisszeichnung des Modells von der linken Seite. Angabe der Querschnitte der nachfolgenden nach dem Mikroskop gezeichneten Abbildungen

des Crus commune in fast gerader Richtung nach caudal, um hinter einem kleinen Knorpelzapfen, der später reduziert wird, sich zum Saccus endolymphaticus zu erweitern. Dieser zeigt enge Beziehungen zu den Venen der harten Hirnhaut (*Sinus petrosus inf.*). Bei Stadium A ist die Öffnung des *Can. endolymphaticus*

sehr weit, so daß ein Teil des erweiterten D. endolymphaticus noch im Knorpel liegt, während der extracapsuläre Abschnitt des D. endolymphaticus recht eng ist. Ein bei Stadium D beschriebener Knorpelzapfen, der das Ende des Ganges nach medial abdeckt, fehlt hier noch (Abb. 7).

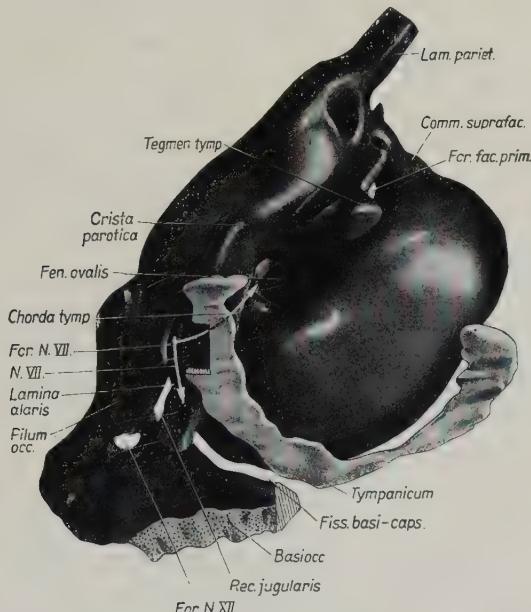


Abb. 9. Stadium D. Rechte Ohrkapsel mit Schädelbasis bei 36facher Vergrößerung modelliert. Im Tympanicum ein Einschnitt, um das For. faciale sichtbar zu machen. N. VII und Chorda tympani sind durch Pfeile angedeutet

Wir können primär zwei Foramina acustica unterscheiden

1. Foramen acusticum superius für Ramus amp. lat. und ant. Ram. utricularis und sacc. minor.
2. Foramen acusticum inferius für N. cochlearis, Ram. sacc. major und Ram. amp. post.

Später gliedert sich vom Foramen acusticum inf. durch eine schmale Knochenbrücke ein

3. Foramen singulare für den Ram. amp. post. ab.

Die beiden Foramina acustica und später auch das For. singulare gehen von einer gemeinsamen tiefen Grube, dem *Meatus acusticus int.* ab, der sich mit zunehmender Entwicklung vertieft. Sein Oberrand wird von der hinteren Fläche der Comm.

suprafacialis gebildet, die sich bei älteren Stadien (E und F) von oben her über den Meatus acust. int. schiebt. Der untere Rand, durch die Begrenzung des For. acust. inf. gebildet, geht in das Septum metacochleare über. Die primären Verhältnisse entsprechen den von Voit bei Lepus geschilderten weitgehend. Dicht vor dem For. acust. sup. liegt das *Foramen faciale prim.*, das erst tief innerhalb der Ohrkapsel aus dem Meatus acust. int. abgeht. Foramen acust. sup. und For. fac. prim. werden von einer gut ausgebildeten *Comm. suprafacialis* überdeckt. Unter dieser verläuft der N. facialis für eine längere Strecke in einem knorpligen Kanal, um dann auf der lateral vorderen Seite der Ohrkapsel in den peritympanalen Raum einzutreten (Abb. 10).

3. die lateral vordere Fläche. Sie stellt die leicht konvex gebogene mediale Wand der Tympanalregion dar und ist etwas höher als lang. Da die Pars cochlearis nicht nur gegen die Pars canalicularis verdreht sondern auch nach medial verschoben ist, demzufolge die laterale Wand des cochlearen Abschnittes nicht so weit wie die Pars canalicularis nach lateral reicht, entsteht an der Übergangsstelle ein Vorsprung. Hier entwickelt sich bei den älteren Foeten (Stad. D bis F) eine kräftige Crista parotica, die im knorpligen Zustand nur undeutlich zu erkennen ist. Sie bildet einen gut entwickelten nach lateral caudal gerichteten Fortsatz aus, um dann nach einer bogenförmigen Einziehung in die Wurzel des Hyale überzugehen. Der *Reichert'sche Knorpel* verläuft zuerst in medio-caudaler Richtung, biegt dann unter Bildung eines mächtigen hakenförmigen Knorpelmassivs in oraler Richtung um und zieht dann parallel zum unteren äußeren Rand der Pars cochlearis zum Kehlkopfskelett. Dicht unterhalb des Ursprungs des Reichert'schen Knorpels zeigt dieser auf seiner Hinterseite eine kleine Aussparung, die sich mit einer Incisur der Crista parotica zu dem *Foramen faciale* ergänzt. Bei Stadium E ist das völlig verknöcherte Tympanohyale caudal des Facialiaustrittes nochmals sekundär mit der Ohrkapsel und zwar mit dem unteren Ende der Crista parotica verwachsen. Ein Proc. mastoides konnte nicht gefunden werden (Abb. 15).

Die Crista parotica setzt sich nach oben in eine kleine Leiste — *Crista facialis* — fort, die schließlich am Grunde der *Comm. suprafacialis* endet. Das *Tegmen tympani* entspringt als knorpiger Zapfen aus dem Massiv der Crista parotica etwa an der Stelle, wo sich diese in die Crista facialis fortsetzt (Abb. 9). Es liegt

dicht der lateralen Ohrkapselwand an und deckt die durch die Crista facialis für den N. facialis gebildete Rinne für ein kurzes Stück nach oben ab. Bei Stadium E ist das Tegmen tympani zu einem langen schmalen zur Paukenhöhle leicht konkaven Knochen herangewachsen, der fast bis zum vorderen Pol der Ohrkapsel reicht (Abb. 15). Er setzt dabei die Richtung der Prom. can. semicircularis ant. fort. Durch die Verbreiterung des Tegmen

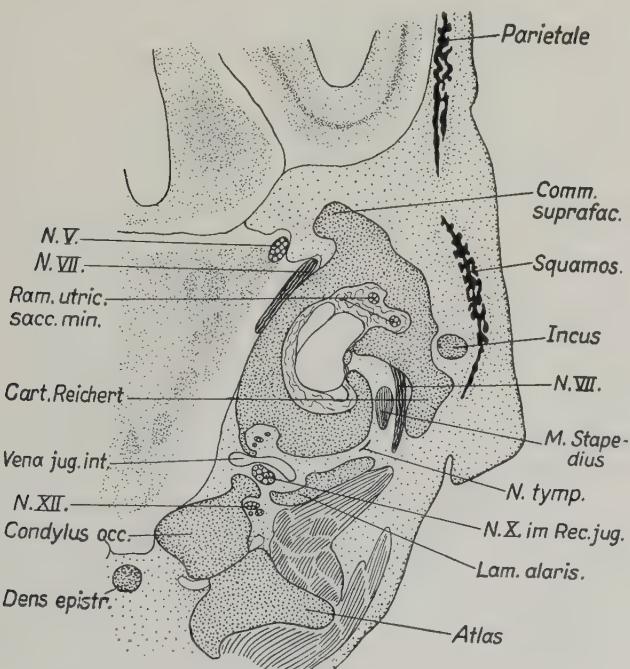


Abb. 10. Stadium D. Schnitt durch den vestibulären Teil der linken Ohrkapsel. 15fach

tympani liegt der N. facialis nur noch ein kleines Stück zwischen suprafacialer Kommissur und diesem frei; hier im *Cavum supra-cochleare* Voit, das nach vorn offen ausläuft, findet sich das Ganglion geniculi. Eine Crista ist dann nicht mehr zu sehen. Im Vergleich zu anderen Säugern ist das relativ lange Tegmen tympani außerordentlich schmal, so daß Malleus und Incus lateral davon gelegen völlig unbedeckt bleiben; der Malleus sogar das Tegmen tympani von lateral mit fast seinem gesamten Caput überragt. Die Verhältnisse ähneln den von Starck (1941) bei Manis beschriebenen Bildern. Dicht unter dem Tegmen tympani

läßt sich über der Wurzel des Tympanohyale bzw. des Reichert'schen Knorpels eine flache *Fossa incudis* finden, in der der schon bei Stadium A völlig isolierte Proc. brevis des Amboß liegt (Abb. 9).

Der *Sulcus facialis* erweitert sich an seinem unteren Ende zu einer flachen Grube, aus der medial des N. VII der M. stapedius entspringt, *Fossa musculi stapedii* (*Fossa musc. min.*). Sie setzt sich nach latero-caudal verengend in das For. N. VII. fort. Dicht vor der Fossa m. stapedii und nur durch deren mediale schmale gebogene Wand nach hinten begrenzt liegt an der tiefsten Stelle der Pars cochlearis die *Fenestra ovalis*. Sie hat bei jüngeren Stadien (A bis D) fast quadratische Form, die sich dann mehr in ein in crano-caudaler Richtung gestelltes Rechteck verschiebt, dessen Ecken ausgerundet sind, während sich der hintere obere Winkel der Fen. ovalis später zu einem kleinen Spalt auszieht (Abb. 7 und 10).

4. die vordere Fläche. Sie ist halbkugelig ringsum frei und schaut mit ihrem Pol nach oral. Dicht vor dem medialen vorderen Abschnitt läuft die A. carotis zwischen Schädelbasis und Ohrkapsel in das Innere des Craniums. Eine alicochleare Kommissur fehlt völlig, auch Reste einer solchen konnten nicht gefunden werden. Nach caudal zu setzt sich die Vorderfläche in

5. die untere Fläche der Ohrkapsel fort. Nach hinten wird sie durch die *Lamina alaris* bzw. das Tympanohyale oder den Reichert'schen Knorpel nach lateral begrenzt. Dicht davor liegt das große rundliche *Foramen perilymphaticum*, dessen caudaler Abschnitt von der Lamina alaris verdeckt wird. Sie reicht als schmale Knorpelplatte von dem For. hypoglossi bis dicht an die Ohrkapsel (Abb. 11). Zwischen beiden befindet sich der *Recessus jugularis*, durch dessen medialen Teil die Nerven der Vagusgruppe und die V. jug. int. hindurchtreten. Bei Stadium D ist das For. perilymphaticum in eine *Fenestra rotunda* und ein For. perilymphaticum i. E. durch den *Proc. recessus de Beer* (*Proc. intraperilymphaticus Voit*) aufgeteilt. An der medialen oberen Ecke verläuft der D. perilymphaticus in schräger Richtung von lateral nach medial durch einen eigenen allerdings sehr kurzen und engen Knochenkanal, den *Canaliculus cochleae* (Abb. 11). Die Fen. rotunda ist mit der schräg gestellten Membrana tympani secundaria verschlossen, die in einer tiefen von Frick (1953) für mehrere Säuger und den Menschen beschriebenen

Fossula fen. rotundae liegt. Bei den jüngeren Stadien fehlt ein eigener Canaliculus cochleae, denn hier zieht der D. perilymphaticus auf der medialen vorderen Seite durch das noch einheitliche For. perilymphaticum. Der Proc. recessus wird bei *Bradypus* (Stad. D Abb. 11) aus zwei Abschnitten aufgebaut; aus einem

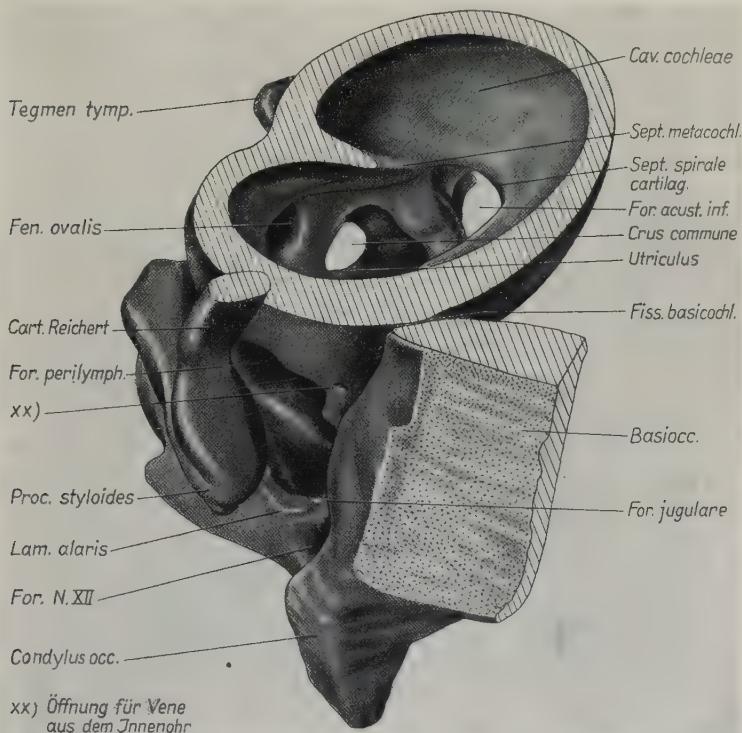


Abb. 11. Das gleiche Modell wie Abb. 9. Einblick vom oralen Pol, der entfernt wurde, in das Innere der Pars cochlearis. Schnittfläche schraffiert

größeren der ventralen Schneckenkapsel entstammenden und einem kleinen hakenförmigen Fortsatz des Bodens des Recessus utriculo-ampullaris. Beide bilden zwischen sich zunächst eine S-förmige geschwungene Rinne, durch die der D. perilymphaticus nach seinem Durchtritt durch das For. perilymphaticum zieht, um auf der medialen caudalen Kante der Ohrkapsel in unmittelbarer Nähe der Nerven IX. und X. Beziehungen mit den Venen aufzunehmen. Die oben beschriebene Rinne schließt sich durch Verwachsung der beiden Bauteile des Proc. recessus später zum

Canaliculus cochleae. Der D. perilymphaticus zeigt in allen Stadien ein mit lockerein Mesenchym ausgefülltes Lumen. Bei jüngeren Stadien ist dicht medial des For. perilymphaticum eine kleine Öffnung zu finden, durch die eine Vene aus dem Innenohr austritt, die dann in unmittelbarer Nachbarschaft des D. perilymphaticus liegt (Abb. 12).

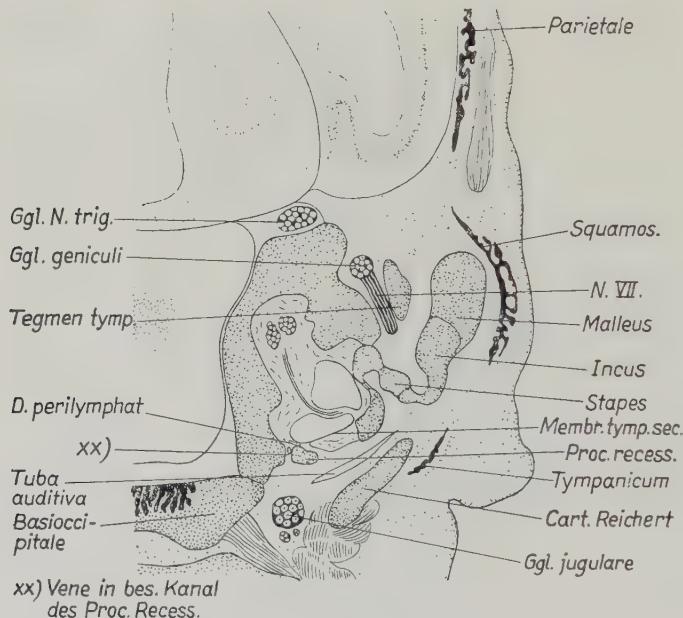


Abb. 12. Stadium D. Schnitt durch die linke Ohrkapsel in Gegend der Fen. ovalis. 15fach

Bei schon völlig verknöchterter Ohrkapsel (Stadium E) finden sich noch zwei Knorpelreste in der medialen unteren Wand etwa an der Stelle an welcher der Rec. utriculo-amp. inf. gefunden wird. Außerdem findet sich noch ein kleiner Knorpelrest im Wurzelbereich der Lamina alaris, deren nach medial schauender Fortsatz noch völlig knorplig erhalten ist (Abb. 14 und 15).

Binnenräume der Ohrkapsel

Es lassen sich bei allen Stadien gut die drei Teile des Innerraumes der Ohrkapsel, nämlich das Cavum canaliculare, Cavum vestibulare und Cavum cochleare, voneinander trennen.

Im caudalen Teil der Pars canalicularis liegen die drei häutigen Bogengänge völlig getrennt in einer einheitlichen Knorpel-

masse, der *Massa angularis*. Ihre Lage zueinander wurde schon bei der Schilderung der äußeren Form der Ohrkapsel beschrieben. (s. Seite 220) Das Crus commune bildet sich dicht vor der Abgangsstelle des D. endolymphaticus, der dann mit diesem in einem gemeinsamen Knorpelkanal bis zu seinem Austritt aus dem For. endolymphaticum liegt (Abb. 7). Das Cavum vestibulare bezie-

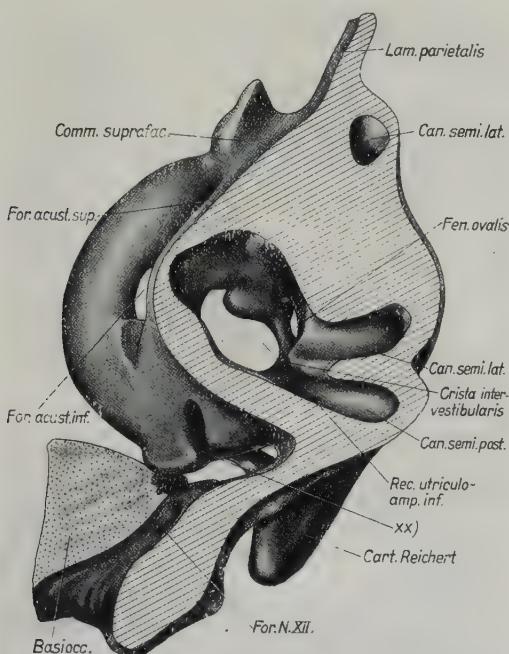


Abb. 13. Das gleiche Modell wie Abb. 9. Einblick von schräg unten in den vestibulären Teil der rechten Ohrkapsel.
Schnittfläche schraffiert

hungsweise der *Recessus utriculo-ampullaris sup.* wird zum Cavum cochleare durch das Septum metacochleare abgegrenzt. Hier münden der vordere und seitliche Bogengangskanal ein. Der medial caudal gelegene *Rec. utriculo-amp. inf.* (Abgang des hinteren und seitlichen Bogenganges) wird vom vorderen Teil des Cavum vestibulare durch eine kleine Knorpelleiste der *Crista intervestibularis* Terry getrennt. In der hinteren Wand des Cavum vestibulare mündet das Crus commune (Abb. 13). Im Cavum cochleare liegt in der lateralen Wand die Fen. ovalis dicht über der Crista intervestibularis. In ihr ist die rechteckige

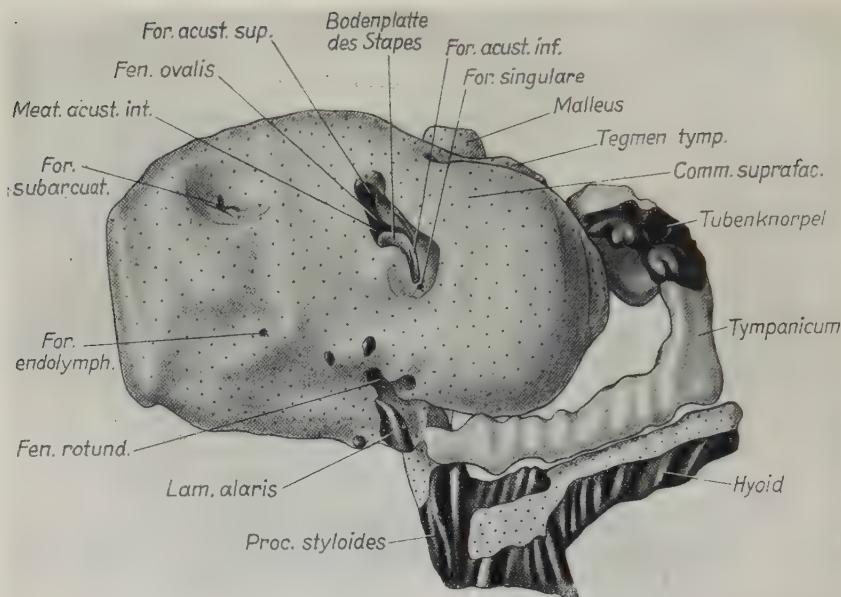


Abb. 14. Stadium E. Modell der linken Ohrkapsel bei 15facher Vergrößerung. Ansicht von medial. Tympanicum und Tubenknorpel wurden mit dargestellt, ebenso der Reichertsche Knorpel bzw. das Hyoid. Ersatzknochen punktiert

Bodenplatte des Steigbügels allseitig durch Bindegewebe befestigt, das schon relativ früh reichlich kollagenes Material enthält. Gegenüber der Fen. ovalis über dem Ursprung des *Septum metacochleare* findet sich auf der medialen Seite das For. acust. inf., während das For. acust. sup. hinter dem Septum metacochleare eine Öffnung in der Wand des Rec. utriculo-amp. sup. darstellt. Das Sept. metacochleare, das am Boden des For. acust. inf. entspringt, zieht sich als kräftige Knorpelleiste nach lateral vorn und geht am Pol des Cavum cochleare in das *Septum spirale cartilagineum* über, das von hier bis zur Schneckenbasis an Höhe zunehmend eine Spiraldrehung von rund 360° beschreibt. Die Fen. rotunda wurde bei der Schilderung der Unterseite der Ohrkapsel schon genauer beschrieben (Abb. 13).

Nerven:

Der N. facialis tritt gemeinsam mit dem N. statoacusticus in die mediale Wand der Ohrkapsel in den Meatus acusticus int. ein. Er zieht dann für eine kurze Strecke mit den durch das For. acust. sup. tretenden Ästen des N. VIII. nach vorn oben, um dann in den eigenen Canalis facialis prim. unter der Comm. suprafacialis einzutreten. Nach dem Ver-

lassen der Kommissur durch das For. faciale prim. verläuft er durch das Cavum supracocheare Voit in einen Sulcus facialis, der zunächst von der Crista facialis lateral gebildet und später vom Tegmen tympani überdeckt wird. Im Cavum supracocheare liegt das Gangl. geniculi und hier entspringt auch der erste Ast des N. VII, der N. petr. superficialis major. Dieser zieht unter dem Tegmen tympani, dem oberen Rand der Ohrkapsel entlang zur Hinterfläche der Ala temporalis. Nach Aufnahme des N. petr. prof. verläuft er in oraler Richtung weiter, um dann zuerst in eine Knochennische am oberen medialen Rande des Pterygoids, später dann in das Pterygoid selbst einzutreten, wo er in einem besonderen Kanal als N. canalis pterygoidei (N. vidianus) liegt (Abb. 17 und 18). Nach steilem Verlauf abwärts tritt der N. VII aus dem Sulcus facialis in die Fossa musculi stapedii ein, wo er einen Bogen lateral um den M. stapedius beschreibt. Er gelangt dann schließlich durch das For. faciale (For. paroticum Howes) aus dem Schädel heraus und bildet anschließend einen nach vorn offenen Bogen um den Reichertschen Knorpel bzw. das Stylohyale. Dicht unter dem For. faciale entspringt als zweiter Ast des N. VII die Chorda tympani. Sie zieht von lateral um das Stylohyale und tritt zwischen Stylohyale und Tympanicum wieder in die Paukenhöhle ein (Abb. 9). Die Verhältnisse entsprechen dem opisthotrematischen Typ B von van Kampen. Die Chorda tympani steigt dann lateral des Incus aufwärts, um vor dem-

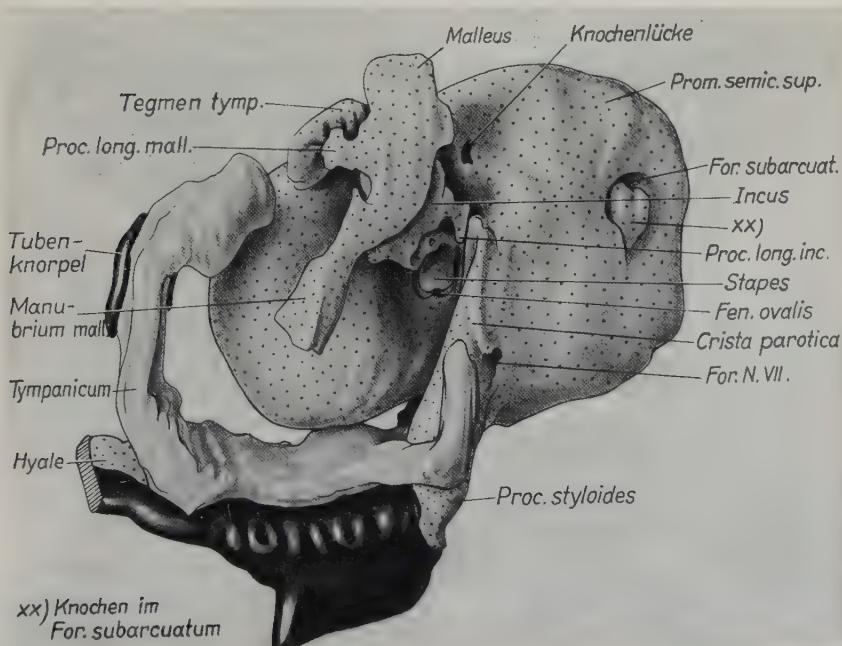


Abb. 15. Stadium E. Das gleiche Modell wie Abb. 14. Ansicht von lateral. Die Ohrkapsel wurde etwas aufgerichtet, natürliche Lage siehe Abb. 36

selben auf die mediale Seite des Hammers zu ziehen. Unter und vor dem M. tensor tympani gelangt sie für kurze Zeit unter den lateralen Teil des Tegmen tympani, um dann durch einen kleinen aus derb-fibrösem Bindegewebe gebildeten Spalt nach dorso-medial zu ziehen. Auf der lateralen Seite dieses Abschnittes der Chorda tympani finden sich bei Stadium E kleine 300 μ bis 400 μ dicke Knochenkerne, die zwischen vorderem Ende des Tegmen tympani und hinterem oberen Rande des Os tympanicum liegen. Sie weisen keinen direkten Zusammenhang zu diesen Knochen auf. Es wäre m. E. an eine verspätete rudimentäre Anlage des Os goniale zu denken, die erst nach völliger Resorption des Meckel'schen Knorpels auftritt. Die Chorda tympani gesellt sich schließlich dem N. mandibularis N. V. zu.

Muskeln:

Der M. stapedius entspringt medial des N. facialis vom Boden der nach ihm benannten Grube. Er zieht nach vorn oben und setzt sich mit einer langen Sehne an der unteren hinteren Fläche des Capitulum stapedis an. Eine Cartilago Paauw wurde in der Sehne des M. stapedius nicht gefunden. Der an dem oberen lateralen Rand des Tegmen tympani entspringende M. tensor tympani verläuft in schräger Richtung nach lateral und setzt am vorderen Ende des Manubrium mallei an (Abb. 15).

Regio orbitotemporalis

Die *Lamina trabecularis* stellt eine direkte knorpelige, unpaare Fortsetzung der sich im vorderen Abschnitt der Ohrkapseln verbreiternden Basalplatte dar. Auf der Ventralseite setzt sie in der gleichen Weise die konvexe Krümmung der Basalplatte fort, um sich in oraler Richtung zu verdicken, ohne daß aber ein Übergang zwischen beiden Teilen zu bemerken wäre. Auf der Innenseite dagegen bildet ein kleiner querverlaufender Wulst die *Crista transversa*, die bei allen Stadien gut zu sehen ist, eine Grenzmarke. Dicht vor der Crista transversa findet sich bei Stadium A eine tiefe Hypophysengrube, die mit zunehmender Entwicklung bald ausnivelliert und flacher wird. Ein Canalis craniopharyngeus wie ihn de Burlet abbildet konnte bei unseren Embryonen nicht mehr gesehen werden. Bei älteren Exemplaren (Stad. E und F), bei denen die Hypophyse der völlig ebenen, schildförmigen, ein *Planum hypophyseos* aufweisenden Trabekelplatte gegenüberliegt findet sich caudal der Hypophyse ein konischer Knorpelzapfen, der als *Dorsum sellae* bezeichnet werden kann (Katze, Terry 1917). Dieser Knorpel ist bei weitgehend verknöchterter Basis noch völlig intakt und weist weder Resorptions- noch Verknöcherungserscheinungen auf, konnte jedoch bei adulten Exemplaren nicht beobachtet bzw. ein entsprechend ver-

knöchertes Dorsum sellae nicht gefunden werden: was m. E. für eine sehr späte vielleicht erst postnatale Auflösung spricht (Abb. 36). Dicht vor dem Planum hypophyseos setzen lateral an der Lamina trabecularis die *Proc. alares* an, die mit der knorpeligen Ala temporalis jederseits kontinuierlich verbunden sind (Abb. 1). Die *Ala temporalis* ist bei Stadium A fast rechtwinklig zwischen Proc. alaris und Proc. ascendens abgeknickt, dessen oberes laterales Ende nochmals um fast 90° abgewinkelt, schon bei den jüngsten Stadien vom N. V₂ (N. maxillaris) durchbohrt

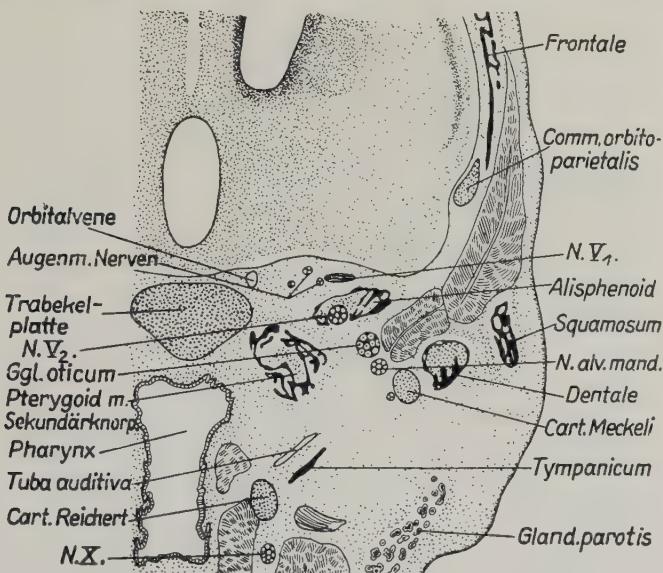


Abb. 16. Stadium D. Schnitt durch die Orbitotemporalregion. Bereich des Alisphenoids und N. V₂. 15fach

wird, also ein Foramen rotundum besitzt. An der Basis der Ala temporalis findet sich bei diesem Exemplar ein kleiner rundlicher Knorpelfortsatz, der als rudimentärer Proc. pterygoideus gedeutet wird, da sich bei den älteren Exemplaren kein entsprechender Knorpel bzw. Knochen finden ließ. Bei den jungen Embryonen ist auch das Wurzelgebiet der Ala temporalis bzw. des Proc. alaris an der Lamina trabecularis auf der Dorsalseite deutlich gegenüber der sonst noch dünnen Balkenplatte verdickt, während bei älteren Embryonen durch allgemeine Zunahme der Maße der Balkenplatte die entsprechenden Vorsprünge ausgeglichen oder besser in die Lamina trabecularis mit einbezogen wurden. Nach

der Ventralseite zu ist die Trabekelplatte abgerundet und weist keinerlei Fortsätze oder Kielbildung auf. Vor der Ala temporalis liegt die große Fissura orbitalis cerebralis (Fissura metoptica), deren vordere Begrenzung die Ala orbitalis bildet. Die *Ala orbitalis* steht bei jüngeren Exemplaren (Stad. A bis D) mittels der *Comm. parietoorbitalis* mit der Lamina parietalis und durch die *Comm. spheno-ethmoidalis* mit dem Siebbein in Verbindung. Die sphenoethmoidale Kommissur ist in Nähe der Ala orbitalis sehr kräftig entwickelt, verjüngt sich jedoch gegen den ethmoidalen Ansatz zu. Sie deckt die Fenestra orbito-nasalis nach oben ab. Bei Stadium D wird zuerst die knorpelige Verbindung zur Lamina parietalis aufgelöst, während die *Comm. spheno-ethmoidalis* erst sehr viel später der Resorption anheimfällt. Die bei jugendlichen Embryonen kräftig geschwungene später abgewinkelte Ala orbitalis verschmälert sich zum Ansatz an der Balkenplatte erheblich. Bei Stadium A fanden wir die Ala orbitalis mittels einer breiten Radix praecoptica mit der Lamina trabecularis verbunden. Von dem meist etwas unregelmäßig geformten Hinterrand ragt ein kleiner Knorpelzapfen in den breiten Spalt der späteren Fissura orbitalis cerebralis und trennt so eine Incisura optica davon ab. Der N. opticus verläuft über den oben beschriebenen knorpeligen Fortsatz, den wir deswegen als *Radix postoptica* bezeichnen wollen, obwohl er noch nicht mit der Balkenplatte verschmolzen ist (Abb. 1). Das Stadium D zeigt eine wesentliche Änderung im Wurzelbereich der Ala orbitalis. Die *Radix praecoptica* hat sich wesentlich verschmälert und hat außer mit der Balkenplatte noch mit der Lamina infracribrosa bzw. der Cupula post. nasi Verbindung aufgenommen. Die Lamina infracribrosa wird durch eine Furche gegen die Lamina trabecularis abgegrenzt, hängt aber noch mit dieser zusammen bis auf eine kleine Öffnung zwischen medial davon gelegenem Septum nasi und lateral dazu liegender Knorpelbrücke der Radix praecoptica. Nach hinten wird diese Öffnung durch die eigentliche Radix praecoptica begrenzt. Die große noch mit der Fissura metoptica zusammenhängende Incisura optica wird von lateral durch den mittlerweile stärker entwickelten Knorpelzapfen der Radix postoptica begrenzt (Abb. 4 und 19).

Die *Radix postoptica* steht nicht mit der Trabekelplatte in Verbindung. Medial des Durchtrittes des N. II wächst von der Radix praecoptica ein nach medial konkav gebogener Knorpel aus, der

mit der Lamina trabecularis verschmilzt, da er tiefer als der N. II liegt wollen wir diesen Knorpel als *Proc. subopticus* bezeichnen. Durch die Bildung des Proc. subopticus wird aus der großen Incisura optica eine medial gelegene Öffnung isoliert, die mit weiterer Entwicklung knorpelig bzw. knöchern verschlossen wird. Zu diesem Zeitpunkt ist dann auch der Proc. subopticus dem Komplex des Basipheneoids zugeschlagen (Abb. 17 und 18).

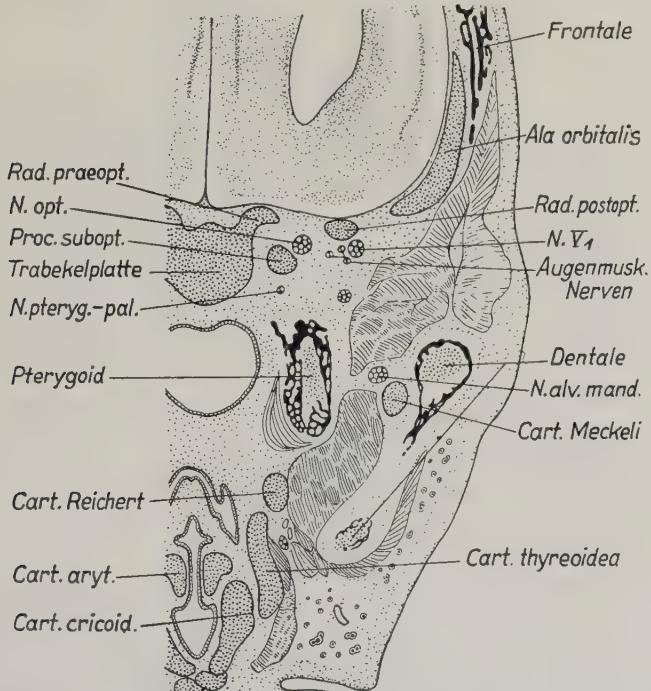


Abb. 17. Stadium D. Schnitt durch die Orbitotemporalregion. Bereich des Proc. subopticus und For. bzw. Incisura optica. 15fach

Die knorpelige Verschmelzung der Ala orbitalis mit der Lamina infracribrosa lässt an die Ausbildung eines *Planum supraseptale*, wie es Reinbach für *Dasypus* 1952 geschildert hat, denken. Dementsprechend wäre die oben beschriebene lateral des Septum nasi gelegene Öffnung als Foramen supraseptale zu bezeichnen. Durch das Foramen supraseptale zieht ein kleines Gefäß, wie sich viele bei diesem Stadium als deutliches Zeichen einer baldigen Zerstörung des Knorpels um denselben ansammeln. Ob das medial des Proc. subopticus gelegene durch Abgrenzung von der Incisura optica entstandene Loch ebenfalls als For. supraseptale be-

zeichnet werden soll, möchte ich eher verneinen und in dieser ganzen Bildung nur eine durch Wachstumsprozesse temporär entstandene Öffnung sehen, die später ausgefüllt wird und auch keine Gefäße und Nerven durchtreten lässt. Das For. supraseptale wird nach Ausbildung einer Fissura orbitalis-nasalis bzw. nach Resorption des Planum supraseptale derselben zugeschlagen. Der N. ethmoidalis läuft nach seinem Austritt aus dem N. opticus an der hinteren Nasenwand vorbei und tritt von oben in die Lamina cribrosa ein. Von der Radix praopticæ und dem

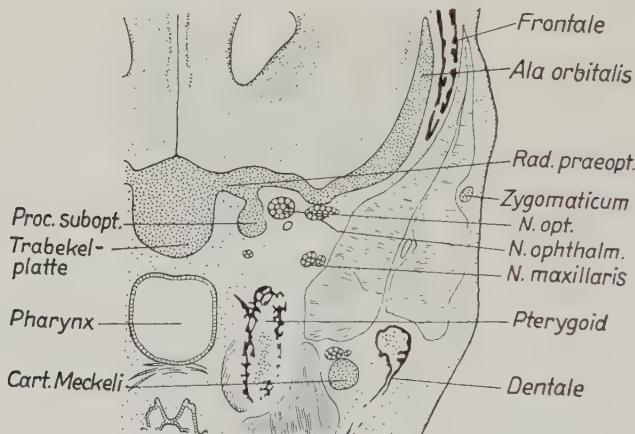


Abb. 18. Stadium D. Schnitt durch die Orbitotemporalregion im Bereich der Radix praopticæ und des Proc. subopticus. 15fach

Proc. subopticus springt in oraler Richtung eine kleine fast horizontale stehende Knorpellamelle vor, die der unteren seitlichen Fläche der Cupula post. nasi dicht anliegt, jedoch nur an einer schmalen Stelle mit dieser verwachsen ist. Diese Knorpellamelle liegt medial des N. ethmoidalis. Sie hat enge topographische Beziehungen zum Palatinum, wir wollen sie deshalb als *Cartilago antorbitalis* bezeichnen (Abb. 19, 20 und 21). Die Augenmuskeln entspringen entweder von der Wurzel der Radix postoptica (Recti) oder von einem kleinen Knorpelvorsprung lateral und oral davon (Obliq. sup.) (Abb. 3 und 18). Die genaueren Verhältnisse werden noch bei der Schilderung der Nerven und Muskeln der Region berücksichtigt werden. Eine alicochleare Kommissur konnte nicht gefunden werden. Bei älteren Foeten (Stad. E und F) hat die Radix postoptica die Incisura optica bis auf einen kleinen Spalt von der Fissura orbitalis cerebralis abgetrennt, ist jedoch

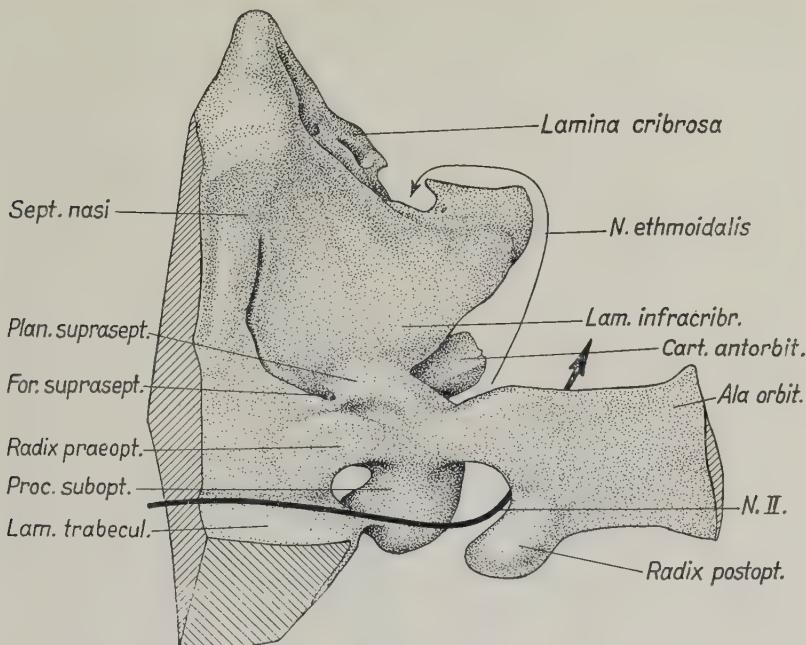


Abb. 19. Stadium D. Modell der rechten Regio orbitotemporalis bei 36facher Vergrößerung. Die Ala orbitalis und linke Lam. infracribrosa sind abgeschnitten. Schnittflächen schraffiert

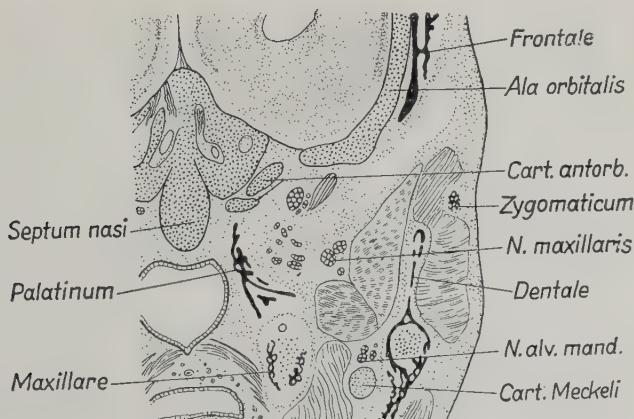


Abb. 20. Stadium D. Schnitt durch die Cupula post. und Cart. antorbitalis, die dicht hinter dem Ursprung von Radix praeoptica und Proc. subopticus getroffen ist, beide Lamellen vereinigen sich sehr bald weiter oral. 15fach

noch nicht mit der Balkenplatte verschmolzen, wie wir es beim erwachsenen Schädel finden, bei dem die Radix postoptica zu einer schmalen das For. opt. von der Fiss. orb. cerebr. trennenden Knochenlamelle geworden ist. Bei diesen Stadien ist das Planum supraseptale reduziert, während das Foramen supraseptale der Fissura orbito-nasalis zugeschlagen wurde. Die ersten Verknöcherungsvorgänge im Bereich der Sphenoidalknorpel treten in der Ala temporalis auf. Das *Alisphenoid* hat bei Stadium D

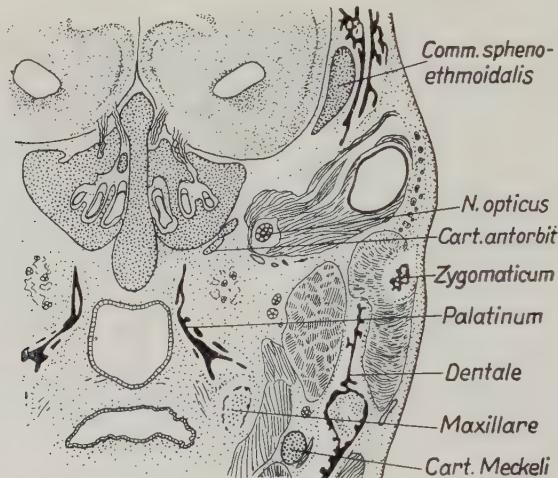


Abb. 21. Stadium D. Schnitt durch die hintere Nasenkuppel.
Beachte die Beziehungen zwischen Cart. antorbitalis und Palati-
num. 15fach

etwa die Form einer flachen rhombischen Scheibe, deren Zentrum ein For. rotundum für den N. maxillaris aufweist. Die Knochenbildung beginnt im Bereich des Proc. ascendens und setzt sich auf den Proc. alaris fort. Bei dem abgebildeten Exemplar (Abb. 4) ist der Knorpel des Proc. alaris schon weitgehend aufgelöst und steht auch nicht mehr mit der noch rein knorpligen Trabekelplatte in Verbindung. Beim nächst älteren Stadium E ist die Verknöcherung bis auf kleine Abschnitte abgeschlossen (Abb. 22).

Das *Basisphenoid* ist bis auf den vorn beschriebenen zapfenförmigen Knorpel caudal der Hypophyse und einen schmalen Knorpelstreifen unmittelbar unter dem Chiasma opticum völlig verknöchert. Es haben sich recht kräftige durch Zuwachsknochen entstandene seitliche Fortsätze ausgebildet, die fast horizontal

stehen. Ihr unregelmäßiger Hinterrand trägt im Grenzgebiet zur ehemaligen Lam. trabecularis eine tiefe Incisur für den Durchtritt der A. carotis in das Schädelinnere. Das *Alisphenoid* ist jetzt knöchern mit der Basis verwachsen, die Verbindungsstelle wird jedoch von oral her durch einen tiefen Einschnitt der Fiss. orbitalis cerebralis eingeengt, durch den die Augenmuskelnerven und der N. ophtalmicus ziehen, während die Orbitalvene über der Incisur von den Nerven durch eine derbe kollagene Membran getrennt durch die eigentliche Fissur zieht. Dicht lateral und etwas caudal der Verwachsungsstelle des Ali — mit dem Basisphenoid liegt das For. rotundum. Nach caudal steht das Alisphenoid mit der Basis homokontinuierlich in Verbindung. Es wird von lateral her durch einen tiefen Einschnitt der Incisura ovalis, durch die der N. mandibularis (N. V₃) hindurchtritt eingekerbt. Nach rostral verbindet sich das Alisphenoid mittels eines kräftigen Knochenfortsatzes mit dem Palatinum und gewinnt nach medial nochmals Kontakt mit dem Basisphenoid, ohne daß hier irgendeine Grenze zwischen den Knochenabschnitten sichtbar ist. Von dem unteren Rand des der noch knorpeligen Nasenkapsel eng anliegenden Orbitosphenoids ist es durch einen bindegewebig ausgefüllten Spalt getrennt. In diese Knochenmasse wird der N. maxillaris für eine kurze Strecke eingeschlossen, um im übrigen in einer nach medial knöchern abgedeckten Rinne zu verlaufen (Abb. 22).

Das *Orbitosphenoid* hat seine ursprüngliche Form beibehalten und ist bis auf einen allerdings breiten Rand verknöchert, die parieto- und ethmoidale Kommissur sind aufgelöst. Es besteht noch kein engerer Kontakt zum Alisphenoid, das durch die breite Fiss. orbitalis cerebralis noch völlig vom Orbitosphenoid getrennt ist. Die Verhältnisse an der Wurzel des Orbitosphenoids haben sich wesentlich verändert und sind schon genauer geschildert worden. Nach Resorption des Planum supraseptale findet sich nur eine breite Radix praeeoptica als Verbindung zum Basisphenoid, da die zwar wesentlich verlängerte Radix postoptica die Basis noch nicht erreicht hat. Die reinknorplige Cupula post. nasi wird durch die Fiss. orb. nas. vollkommen von dem Orbitosphenoid getrennt, während das Basisphenoid sich kontinuierlich in das knorpelige Septum nasi fortsetzt. Die wesentlichsten Lageveränderungen im rostalen Abschnitt der Regio orbito-temporalis werden bei älteren Exemplaren durch die nach caudal stark aus-

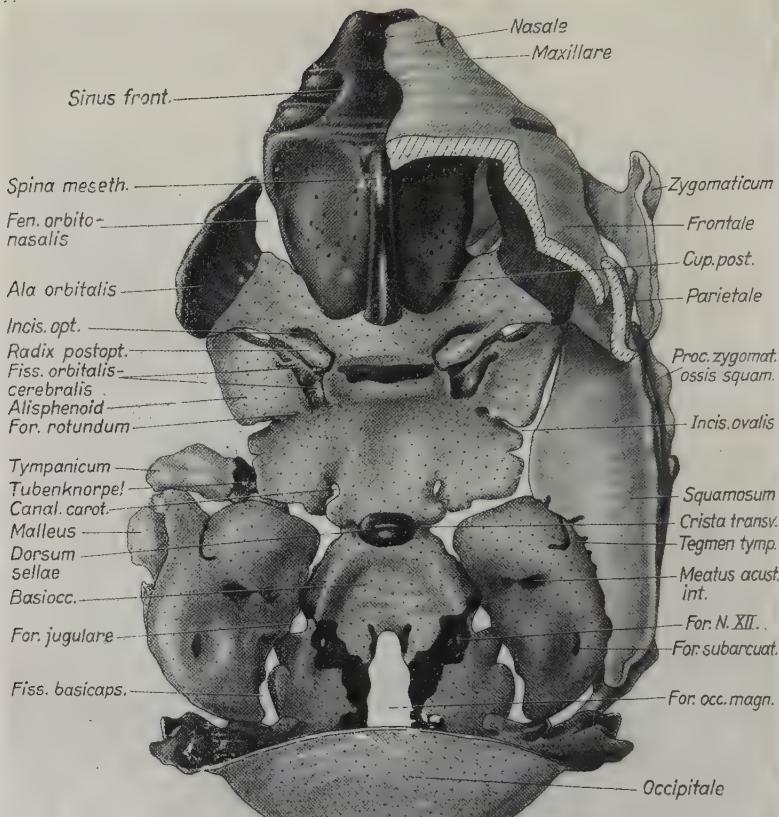


Abb. 22. Chondrocranium E. Modell des Chondrocraniums. Ansicht von oben. Deckknochen auf der rechten Seite z. T. abgenommen, soweit sie den Einblick in das Innere verwehrten. Modell ist halbseitig angefertigt. Die linke Seite wurde spiegelbildlich ergänzt. 15fach

zweachsenen Nasenkuppeln bedingt, die sich wie ein Keil zwischen die Orbitosphenoide einschieben. Die genaueren Verhältnisse werden bei der Schilderung der Nasenregion berücksichtigt werden.

Nerven:

Das Ggl. semilunare liegt langgestreckt zunächst als runde, weiter oral als flache Zellmasse dem medial-oberen Rand der Pars cochlearis der Ohrkapsel auf. Es ist bei den älteren Exemplaren durch eine derbe kollagenfaserige Membran vom eigentlichen Schädelinnenraum abgetrennt. Als erster Ast tritt aus dem Ganglion der N. mandibularis (N. V₃) aus. Er verläuft bei jungen Embryonen hinter dem Rande der Ala temporalis aus dem Schädel, während er bei den älteren

Exemplaren, bei denen diese Durchtrittsstelle durch Ausbildung des Sqamosums bzw. durch die Vergrößerung des Alisphenoids und Basisphenoids verengt ist, durch die Incisura ovalis den Schädel verläßt. Kurz nach seinem Austritt aus dem Cavum crani liegt im N. mandibularis das Ganglion oticum, das aus mehreren lose zusammenhängenden Zellsträngen aufgebaut ist. Der aus dem N. glossopharyngicus stammende N. petros. superfic. min. ist durch die Fossa musc. stapedii in die Paukenhöhle eingedrungen und vor der Fen. ovalis zum Tegmen tympani aufgestiegen, an dem er in oraler Richtung entlang verläuft. Zwischen dem Tubenknorpel und M. tensor veli palatinii tritt er hindurch und verläßt in dem Raum zwischen Pterygoid und Ala temporalis bzw. Alisphenoid das Schädelinnere, um in das Ganglion oticum zu gelangen. Die Chorda tympani liegt lateral des N. petr. superfic. min. und steht mittels mehrerer Fasern mit dem Ggl. oticum in Verbindung, von dem auch der N. auriculotemporalis Fasern erhält. In unmittelbarer Nähe des Ganglion entspringen aus dem N. V₃ die Äste für die Kau-muskulatur.

Der N. maxillaris (N. V₂) entspringt gemeinsam mit dem N. ophthalmicus aus dem Rest des Ganglion trigemini. Er tritt dicht hinter der Fissura orbitalis cerebralis in den Canalis bzw. das Foramen rotundum ein. Bei älteren Exemplaren liegt er dann in einem nach lateral offenen Kanal, um dann nochmals im Verschmelzungsgebiet des Ali- und Basisphenoids für eine kurze Strecke knöchern umhüllt zu werden. Hier steht das Sphenoid in breitem Kontakt mit dem Os palatinum, an dessen oberem Rand der Nerv in einer ebenfalls seitlich offenen Rinne weiter nach oral verläuft. Gegen das Orbitosphenoid ist der N. maxillaris durch einen kleinen horizontal gestellten Knochenfortsatz des Palatinums abgedeckt. Hier liegt auch das Ganglion sphenopalatinum, in das der gleichnamige Nerv aus dem N. V₂ eintritt, während der Stamm lateral davon zum Maxillare zieht. Hier tritt bald von lateral ein sehr schwacher Ram. alv. max. in das Maxillare ein, währer ... antliche Stamm als N. infraorbitalis lateral außerhalb des Maxillare ebt. Es lassen sich insgesamt vier Rami. alv. max. finden, die jeweils ... Nähe der entsprechenden Zähne von lateral in den Oberkiefer eintrete. Erst dicht hinter dem Ursprung des Proc. zygomaticus gelangt der N. infraorbitalis in das Maxillare, um dann durch das For. infraorbitale di- vor dem Jochbeinfortsatz das Maxillare endgültig zu verlassen. Im Ggl. sphenopalatinum tritt von medial her der N. vidianus, nachdem er nach Verlassen des Pterygooids von der medialen Seite her in das Palatinum eingetreten war. Vom Ganglion ziehen Fasern von caudal-lateral in die Orbitalregion. Es treten Äste in medio-dorsaler Richtung durch den oberen Teil des eben beschriebenen Kanals durch eine gesonderte Öffnung des Palatinums, um die Schleimhaut der Nase in der Gegend des Maxilloturbinale zu versorgen. Durch einen engen Kanal des Palatinums verlaufen die zur Innervation des Gaumens und Rachens bestimmten Teile, während die Richtung des N. sphenopalatinus nach oral fortsetzend der N. nasopalatinus entspringt. Der Vollständigkeit halber habe ich hier schon den Verlauf der Nerven der oralen Abschnitte

geschildert, um spätere Wiederholungen zu ersparen. Der N. ophthalmicus zieht gemeinsam mit den Augenmuskelnerven vom Ganglion trigemini durch einen besonderen Einschnitt des Alisphenoids, der durch Bindegewebe von der Fiss. orb. cerebr. abgetrennt ist.

Muskeln:

Die geraden Augenmuskeln entspringen alle an der Basis der Radix praeoptica, während der M. obliquus superior von einem gesonderten Knorpel bzw. Knochenvorsprung der Ala orbitalis bzw. dem Orbitosphenoid lateral und vor den Recti seinen Ursprung nimmt. Von der oben beschriebenen Cart. antorbitalis entspringt kein Augenmuskel.

Regio ethmoidalis

Das Verhältnis der Länge der Nasenkapsel zum gesamten Schädel beträgt für die Dauer der Entwicklung konstant 1 : 2. Dem reinen Längenverhältnis folgend wäre Bradypus mit seiner relativ kurzen Nase kein ausgesprochener Makrosmatiker, jedoch lässt die reiche Aufgliederung des Nasenbinnenraumes und insbesondere die außerordentlich hohe Pars ethmoidalis auf ein relativ gutes Geruchsvermögen schließen. Die Nasenkapsel selbst ist gegen die Schädelbasis leicht abgewinkelt (Stad. E 145°). Die Knickung wird mit zunehmender Entwicklung geringer und ist beim erwachsenen Tier nur noch andeutungsweise vorhanden. Das *Septum nasi* bildet zunächst die Fortsetzung der Trabekelplatte, ist dann aber in ähnlicher Weise, wie es Reinbach 1952 für Dasypus beschrieben hat, nach ventral abgeknickt. In der Gegend des Überganges des rostralen Drittels des Septums in das mittlere Drittel — hier liegt bei den älteren Exemplaren das Vorderende des Vomer — zeigt das *Septum nasi* einen kleinen Einschnitt. Das oral davon gelegene Drittel ist nochmals gegen den übrigen Teil abgewinkelt (s. Mediansagittalschnitte, Abb. 41). Nach rostral verliert die Nasenscheidewand beträchtlich an Höhe und weist dicht vor dem vorderen Ende bei den älteren Exemplaren eine kleine Öffnung, *Fen. septalis*, auf. Am caudalen Ende der Nasenkapsel setzt sich basal das Septum in die Trabekelplatte fort, ragt im mittleren Abschnitt frei als knorpiger Wulst zwischen den Lamina cribrosae in das Schädelinnere vor, um am oberen Ende in einen nach caudal abgewinkelten Knorpel beträchtlicher Länge, die *Spina mesethmoidalis* (*Crista galli*), überzugehen. Die Fiss. orbito-nasalis, die die Lamina infracribrosa gegen das Orbito- bzw. Basisphenoid begrenzt, trennt, da sie sich auch auf die mediale Seite der Lamina cribrosa fortsetzt, diese

fast völlig vom Septum nasi, das nur an dem oberen medialen Rand noch mit der Lam. cribrosa zusammenhängt. Die Spina mesethmoidalis setzt sich zunächst als Wulst auf dem Tectum nasi fort, flacht sich ab und geht schließlich in den *Sulcus supraseptalis* über. Das *Tectum nasi* kann in zwei Hälften eingeteilt werden, die an dem vorn beschriebenen Knick ineinander übergehen. Die hintere Hälfte umfaßt die *Lamina cribrosa* bzw. die *Lamina infracribrosa* (*Pars imperforata*) der *Cupula post.* Bei dem jüngsten untersuchten Exemplar A findet sich hier die große Fenestra olfactoria, die nur durch das Septum nasi unterteilt wird (Abb. 1). Die Durchtrittsstellen der Riechnervenfasern lassen sich zwanglos in drei Gruppen gliedern: die relativ großen in einer Reihe hintereinander liegenden paraseptalen Öffnungen, die in eine bogenförmige am hinteren Abschnitt der Lam. cribrosa gelegene Gruppe übergehen. Beide sind durch einen schräg verlaufenden unperforierten Knorpelstreifen, der mit einer Crista intercribrosa vergleichbar ist, von einer dritten Gruppe getrennt, die sich in dem kleineren fast senkrecht stehenden Abschnitt der Lam. cribrosa findet, der die Hinterwand des *Rec. frontoethmoidalis* bildet (Abb. 4). Die *Cupula post.* endet zunächst stumpf abgerundet, während sie bei den älteren Exemplaren (E und F) mehr spitz nach caudal ausgezogen erscheint, was im wesentlichen durch die späte Ausdehnung der *Cupulae post.* nach hinten verursacht ist (Abb. 22).

Die vordere Hälfte des *Tectum nasi* zeigt beidseitig des *Sulcus supraseptalis* eine Wölbung, die eine kleine Öffnung für den *N. nasilateralis*, ein *For. epiphaniale*, aufweist. Der gewölbte Teil des *Tectum* setzt sich in die Seitenwand, den *Paries nasi* fort. Bei den jüngsten von uns untersuchten Embryonen findet sich an der Übergangsstelle ein Wulst, während bei den älteren Exemplaren der Übergang ohne jegliche Grenzmarke fließend ist. Bei allen Stadien ist die seitliche Ausladung am hinteren Ende des *Paries nasi* auffällig und deutlich zu beobachten. Dieser Teil entspricht in der groben Gliederung der *Pars lateralis*, wie sie Reinbach 1950 bei *Dasyurus* beschrieben hat, sie wird nach rostral durch eine flache Furche — *Sulcus lat. ant.* — vom *Paries nasi* abgetrennt. Ein *Sulcus lat. post.* fehlt. Bei den jüngeren Exemplaren finden sich am unteren Rande der Nasenseitenwand kleine z. T. isolierte Restknorpel, wie sie auch de Burlet bei *Bradypus cucull.* abgebildet hat und als *Proc. maxill.* bezeichnete.

Am hinteren Ende des Paries nasi befindet sich ein kleiner flächenhafter Knorpel der Nasenkapsel dicht angelagert, jedoch nur an einer schmalen Stelle mit ihr verwachsen, die *Cart. antorbitalis*. Sie wurde schon bei der Schilderung der Orbitotemporalregion genauer beschrieben. Am vorderen Ende des Paries nasi finden wir die gut ausgebildete *Fenestra nasi lat.* (Abb. 2 und 3). Beim jüngsten Exemplar A ist sie rundlich und noch völlig von dichtem Bindegewebe ausgefüllt, später zeigt sie längliche Form und ein durch Knorpelvorsprünge kompliziertes Lumen. Einzelheiten werden bei der Betrachtung des Nasinnenraumes ausführlicher berücksichtigt werden. Unmerklich geht die Nasenseitenwand in den Boden der Nasenkapsel über. Ein *Solum nasi* findet sich im hinteren Abschnitt als *Lam. transvers. post.* in direkter Fortsetzung der Seitenwand gut ausgebildet. Sie steht bei keinem der von uns untersuchten Exemplare mit dem Sept. nasi in Verbindung, sondern endet mittels einer parallel zum Septum verlaufenden Lamelle frei etwa in Höhe des unteren Viertels desselben. Nach rostral endet die *Lam. transvers. post.* im lateralen Abschnitt frei, während der mediale Teil mit der *Cartilagoparaseptalis* beidseitig verschmilzt. Bei allen von uns untersuchten Embryonen ist die große *Fen. basalis* wie sie de Burlet abgebildet hat, auf ihrer ganzen Länge von den Paraseptalknorpeln bedeckt, so daß nur zwischen dem Septum nasi einerseits ein sehr enger Spalt und den basalen Teilen des Paries nasi bzw. der *Lam. infraconchalis* anderseits eine größere Öffnung — nasopharyngealer Raum — frei gehalten wird. Das rostrale Ende des Paraseptalknorpels steht zunächst mittels der *Lam. transvers. ant.* einer schmalen hohen Knorpelplatte, mit dem *Atrioturbinale* in Verbindung (Abb. 5, 23 b, 24). Dicht vor dieser Verschmelzungsstelle mit der *Lam. trans. ant.* steht die *Cart. parasept.* mit dem gut entwickelten *Proc. lat. ventr.* in breiter knorpliger Verbindung. Auf die Deutung oder die Möglichkeit einer anderen Auslegung dieses Befundes soll im vergleichenden Teil dieser Arbeit genauer eingegangen werden. Durch die eben geschilderte Anordnung des Paraseptalknorpels wird die *Fen. basalis* nach vorn überall knorplig begrenzt. Die *Lam. transvers. ant.* bildet mit dem hier lang ausgezogenen Paraseptalknorpel die medial vordere Begrenzung einer Nische, die lateral vom *Atrioturbinale* gebildet wird, das sich selbst kontinuierlich nach hinten in das *Maxilloturbinale* fortsetzt (Abb. 23 b, 23 c). Im Grenzgebiet findet sich

eine Öffnung für den N. palatinus lat. Durch die so gebildete spitz ausgezogene Nische zieht der *D. nasopalatinus*. Nach rostral setzt sich das Atrioturbinale in das Marginoturbinale fort, wie wir mit Reinbach die mediale Lamelle des rinnenförmigen Paries nasi nennen, der den unteren Rand der *Fen. lateralis* bildet. Im Grenzgebiet zwischen *Marginoturbinale* und *Atrio-*

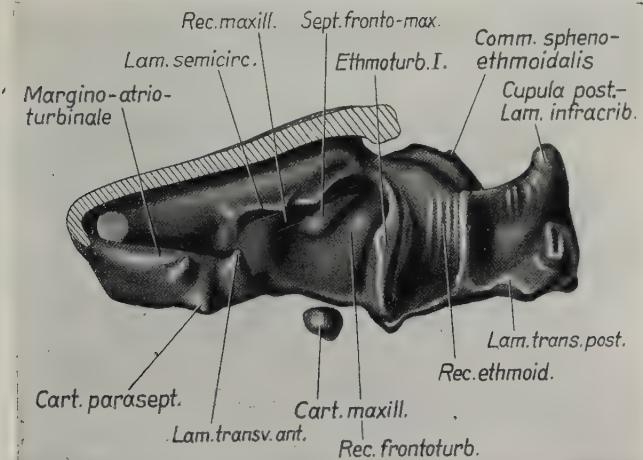


Abb. 23a. Stadium A. Modell der rechten Nasenhälften bei 30facher Vergrößerung. Ansicht von medial. Das Septum nasi wurde entfernt.
Schnittfläche schraffiert

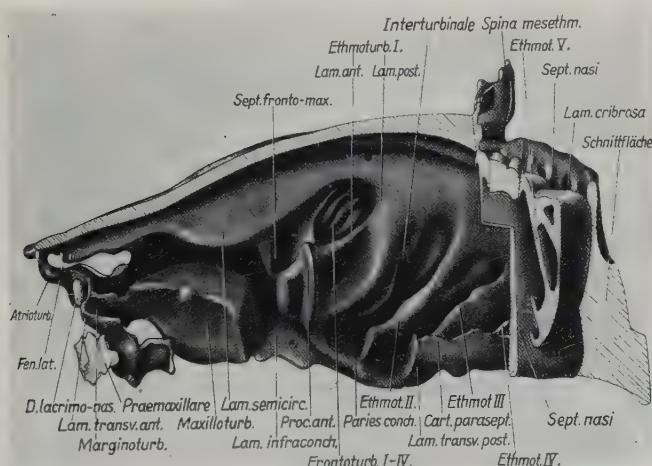


Abb. 23b. Stadium D. Modell der rechten Nasenhälften bei 36facher Vergrößerung. Ansicht von medial. Das Septum nasi wurde entfernt

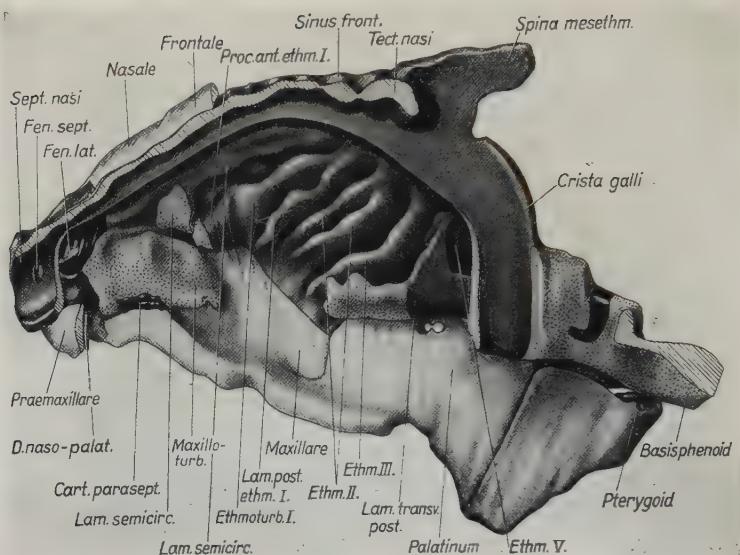


Abb. 23c. Stadium E. Modell der rechten Nasenhälfte bei 15facher Vergrößerung. Das Septum nasi wurde entfernt. Der D. nasopalatinus dargestellt. Im vorderen Teil des Septum die Fen. internasalis

turbinale läuft der *D. lacrimonasalis* fast senkrecht nach oben, um hier in das Naseninnere auszumünden. Eine häufig an dieser Stelle beschriebene Incisura atriomarginoturbinale Reinbach (Incisura maxillo-atrioturbinale Voit) ist kaum angedeutet. Ein schwach entwickelter *Proc. alaris sup.* ist als kleiner Knorpelfortsatz an dieser Stelle vorhanden (Abb. 24, 25 und 26).

Den Naseninnenraum gliedern wir mit Reinbach in die drei Hauptabschnitte, nämlich pars posterior, anterior und lateralis, hierzu kommt der keinerlei Besonderheiten aufweisende paraseptale Raum. Die *Pars posterior* wird in den caudal gelegenen *Rec. ethmoturbinalis* und in den davor liegenden *Rec. frontoturbinalis* unterteilt. Beide werden durch das *Ethmoturbinale I.* voneinander getrennt. Bei Stadium A, bei dem noch beide Teile mittels der großen *Fen. olfactoria* direkt mit dem Cavum cranii in Verbindung stehen, ist das *Ethmoturbinale I.* als Knorpelwulst schon ausgebildet, während alle anderen Muskeln noch fehlen oder gerade angedeutet sind (Abb. 23a). Bei dem älteren Stadium D findet sich das *Ethmoturbinale I* aus zwei parallel verlaufenden Lamellen aufgebaut (*Lam. post.* und *ant.*), die oral durch einen kleinen stumpf endenden Knorpel-

zapfen verbunden sind, der einem *Proc. ant.* entsprechen würde (Abb. 23 b). Wir können fünf Ethmoturbinalia unterscheiden, die alle leicht geschwungen von lateral oben nach medial unten verlaufen. Ein Interturbinale lässt sich deutlich zwischen Ethmoturbinale I. und II. und III. und IV. erkennen. Das Ethmo-

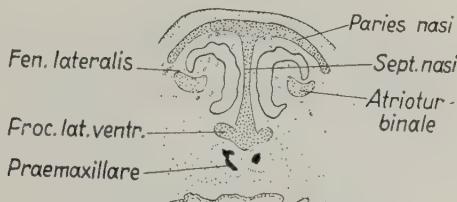


Abb. 24. Stadium D. Schnitt durch die Pars anterior der Nase im Bereich des Atrioturbinale und des *Proc. lat. ventr.* 15fach

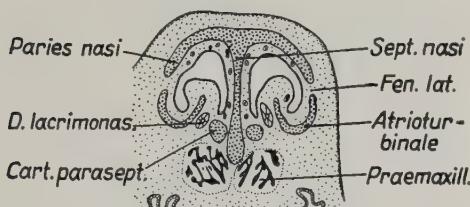


Abb. 25. Stadium D. Schnitt durch die Pars anterior im Bereich der *Fen. nasi lat.* 15fach

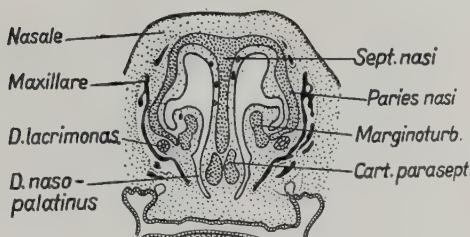


Abb. 26. Stadium D. Schnitt durch die Pars anterior im Bereich des *D. nasopalatinus* und des *Marginoturbinale*. 15fach

turbinale II. ist bei dem ältesten Exemplar (Stadium E) gespalten, was ebenfalls dem Bestreben der Vergrößerung der Muscheloberfläche entspricht (Abb. 23 b, 27). Die Ethmoturbinalia füllen den *Rec. ethmoturbinalis* gleichmäßig aus, dessen rundliche Seitenwand und Boden, zusammen Paries conchalis genannt, ineinander übergehen, während auf der medialen Seite der *Rec. ethmoturbinalis* mit dem paraseptalen Raum völlig zusammen-

hängt. Die Gesamtform des eben besprochenen Nasenabschnittes wäre bei jungen Exemplaren mit noch relativ stumpfer *Cupula post.* und steil stehendem Ethmoturbinale I. einem Quader vergleichbar, mit zunehmendem Auswachsen der Cup. post. bzw.

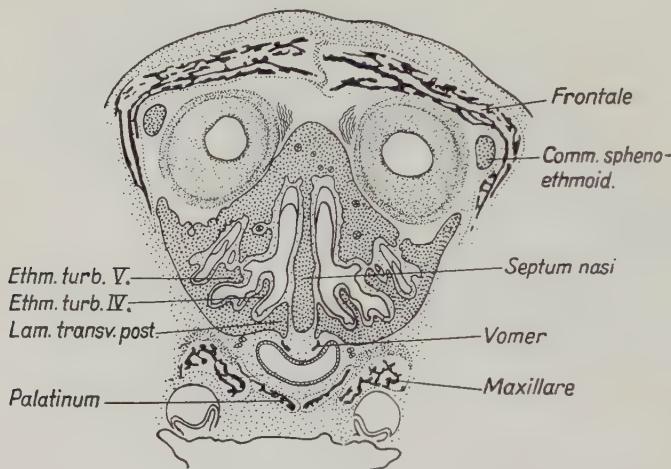


Abb. 27. Stadium D. Schnitt durch die Pars posterior Rec. ethmoturbinalis.
Beachte die beiden hinteren Fortsätze des Vomer. 15fach

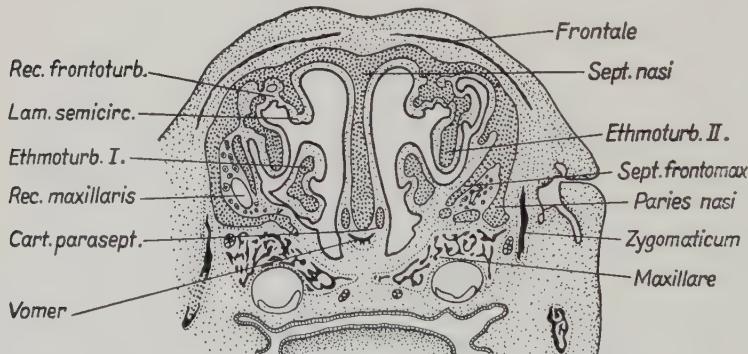


Abb. 28. Stadium D. Schnitt durch das hintere Ende des Rec. frontoturbinalis. Beachte die beiden Lamellen des Ethmoturb. I. 15fach

des Rec. ethm. nach caudal, was eine Schrägstellung der Muscheln in oben beschriebener Richtung zur Folge hat, ändert sich die Form in ein halbes Rotationsellipsoid, dessen vorderer Pol unter dem oralen Ende des Ethmoturbinale I. der hintere Pol dagegen in die Lam. infracribrosa zu liegen käme. Die gerundete Seitenwand entspräche dem Paries conchalis, während

die Schnittfläche die Grenze zum paraseptalen Raum darstellt (Abb. 23 a—c). Der *Rec. frontoturbinalis*, vor und dorsal des *Rec. ethmoturbinalis* gelegen, hat die Form einer Halbkugel, deren Pol zur Nasenseitenwand gerichtet ist. Die hintere obere Be-

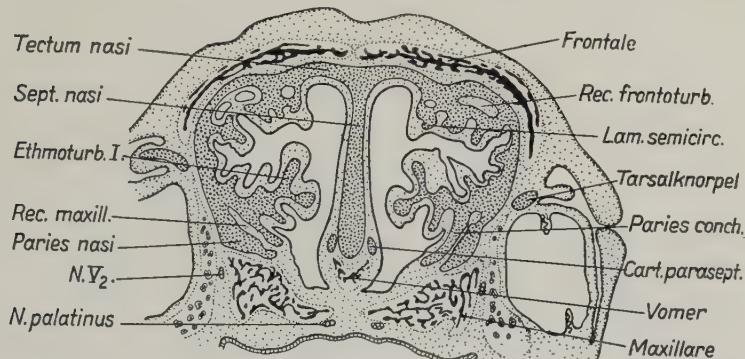


Abb. 29. Stadium D. Schnitt durch die Pars posterior im Übergang zum Rec. frontalis pars lat. Das hintere Ende des Rec. maxill. ist ebenfalls schon angeschnitten. 15fach

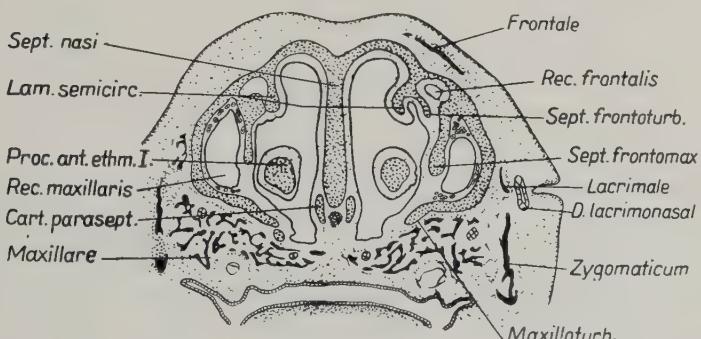


Abb. 30. Stadium D. Schnitt durch die Nase im Bereich des Rec. maxill. Beachte die „Gld. nas. lat.“ im oberen Abschnitt desselben. 15fach

grenzung bildet der vertikale Teil der Lam. cribrosa, während der Boden von der Lam. ant. ethmoturb. I. gestellt wird. Nach vorn wird der Raum vom *Sept. frontomaxillare* begrenzt, da ein von Reinbach bei Dasypus beschriebenes *Sept. frontoturbinale* gerade nur als kleiner Knorpelzapfen angedeutet ist. Das *Sept. frontomaxillare* entspricht dem vorderen Ende des *Paries conchalis*, das vertikal und fast rechtwinklig zum Septum nasi und der Lam. semicircularis verläuft. Wir können vier *Frontoturbinalia* finden, die etwa den gleichen Verlauf wie die *Ethmoturbinalia*

haben, jedoch wesentlich enger stehen. Das Frontoturbinale I. ist auffallend größer und stärker als die übrigen ausgebildet (Abb. 23 b, 28, 29).

Die *Pars lateralis* gliedern wir in den großen *Rec. maxillaris* und den darüber bzw. dahinter liegenden *Rec. frontalis*. Ein dem *Rec. frontalis*, wie ihn Reinhach für *Dasypus* schildert, entsprechend ähnlicher Raum der *Pars lateralis* konnte gefunden werden. Er liegt als kleine rundliche Kammer hinter der *Lam. semicircularis* und völlig von dieser bedeckt zwischen *Tectum nasi* einerseits und Frontoturbinale I., *Paries conchalis* bzw. *Sept. frontomaxillare* andererseits. Ein *Septum frontoturbinale*, das als kleiner Knorpel von der lateralen Seite der *Lam. semicircularis* entspringt, ist nur schwach entwickelt und schließt den Raum nach medial unten teilweise ab. Die *Lam. semicircularis* entspringt als senkrecht nach unten hängende Knorpelplatte vom *Tectum nasi* medial der *Pars vertikalis lam. cribrosae* bis in Höhe des vorderen Drittels des Maxilloturbinalen, von dem sie durch einen Spalt getrennt ist. Die *Lam. semicircularis* ist mit dem *Sept. frontomaxillare* verwachsen und hat sich an dieser Stelle dem Nasenboden am weitesten genähert, um dann nach oral und caudal wieder an Höhe zu verlieren (Abb. 23 b, 30).

Der *Rec. maxillaris* schiebt sich unter den eben beschriebenen *Rec. frontalis*, der mit ihm durch eine Öffnung im *Sept. frontomaxillare* verbunden ist. Nach oben und medial wird der *Rec. maxillaris* durch die *Lam. semicircularis* bzw. das *Sept. frontomaxillare* (*Paries conchalis*) begrenzt, während die laterale und untere Wand der *Paries nasi* bildet. *Paries nasi* und *Paries conchalis* nähern sich in der Gegend des Ethmoturb. I. bis auf einen kleinen Spalt, so daß der hintere Teil des *Rec. maxillaris* fast völlig in sich abgeschlossen ist. Mit zunehmender Entfernung des *paries conchalis* (Umbiegen in das vertikal stehende *Sept. frontomaxillare*) von der Nasenseitenwand und dem *Solum nasi* vergrößert sich der *Rec. maxillaris*, der bis in die *Pars anterior* reicht. Er steht mittels einer breiten Öffnung mit der eigentlichen Nasenhöhle im Bereich der *Pars anterior* in Verbindung (Abb. 31, 23 b). Der vordere Abschnitt des Nasenbinnenraumes, die *Pars anterior*, wird hauptsächlich durch das große etwa dreikantige Maxilloturbinale beherrscht. Ein *Nasoturbinale* fehlt bei allen Exemplaren. Das *Maxilloturbinale* deckt mit seinem hinteren stumpfen Ende den Eingang zum *Rec. maxillaris*, ohne

ihn jedoch wesentlich einzuengen, nach oral ab. Es entspringt zunächst breit von der Nasenseitenwand dicht vor dem Sept. frontomaxillare, hängt aber weiter oral dann nur noch mittels eines dünnen Stiels mit der Lam. *infraconchalis* zusammen. Hier, im mittleren Abschnitt, weist das Maxilloturbinale einen T-förmigen Querschnitt auf, ohne daß es dabei zu einer

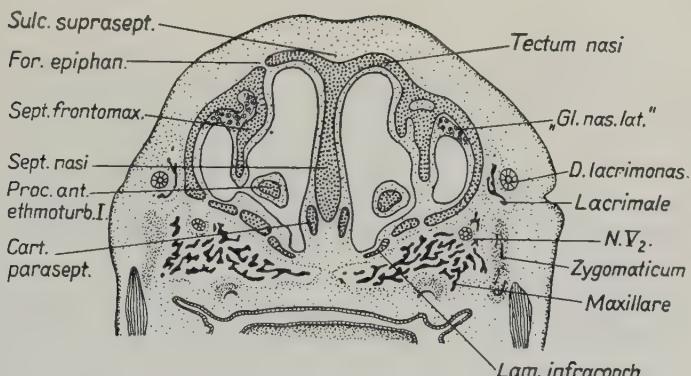


Abb. 31. Stadium D. Schnitt im Bereich des For. epiphanaeum. D. lacrimonasal und Os lacrimale. 15fach

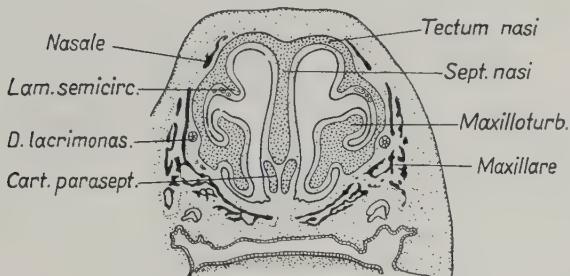


Abb. 32. Stadium D. Schnitt durch die Nase im Bereich des Maxilloturbinalen. 15fach

wesentlichen Einrollung der freien Schenkel käme, von denen der untere vielmehr gerade gestreckt die Lam. *infraconchalis* um etliches überragt und so nach medial völlig abdeckt. Die zwischen beiden dadurch entstehende Rinne wollen wir als untere Legalsche Furche bezeichnen. Nach oral setzt sich das verschmälerte Maxilloturbinale in das *Marginoturbinale* fort. Die Verhältnisse am Naseneingang wurden weiter vorn schon genauer beschrieben (Abb. 32).

Ersatzverknöcherung im Bereich der Nasenkapsel

Wenn wir von der allgemeinen Vergrößerung der Muscheln absehen, weist die Nasenkapsel des ältesten von uns modellierten Exemplares (Stadium E) keine wesentlichen Änderungen auf. Auffallend ist die weitgehende Resorption des Paries nasi im unteren oralen Abschnitt der Nase, die jetzt vom Maxillare begrenzt wird. Es reicht vom vorderen Ende der Lam. transv. post. in schräger Linie bis zum Proc. ant. ethmoturb. I., um dann die Nasenseitenwand bis zum unteren Rande der Lam. semicircularis zu ersetzen. Dementsprechend steht das in seiner Form unveränderte aber schon völlig verknöcherte Maxilloturbinale nur noch mit dem Maxillare in Kontakt. Die ersten Knochenkerne finden wir im vorderen Ende des Proc. ant. ethmoturb. I. und in dem Teil der Lam. semicirc., der in unmittelbarer Nachbarschaft dazu liegt. Zu diesem vorderen Verknöcherungszentrum kommt die isolierte Ersatzknochenbildung im vorderen Ende der Lam. transv. post. Hierbei wird die paraseptale vertikale Lamelle aufgelöst, während sie im caudalen noch knorpligen Abschnitt der Lam. transv. post. noch gut erhalten ist. Der Paraseptalknorpel ist einmal bis auf ein isoliertes der vorderen Hälfte des Maxilloturbinale benachbartes Stück völlig resorbiert, bzw. in den Vomer aufgenommen worden, außerdem ist der mit der Lam. transv. ant. und dem Proc. lat. ventralis verbundene Abschnitt unverändert erhalten geblieben. Die Öffnung des D. nasopalatinus, der bei den älteren Stadien einen soliden Epithelzapfen darstellt, ist durch das Auswachsen des Proc. palatinus max. verengert worden, so daß jetzt nur noch ein kleiner Kanal zwischen Nase und Mundhöhle existiert (Abb. 23 c).

Die Schleimhautverhältnisse, dargestellt an einem die Hohlräume der Nase erfassenden Modell, was einem Nasenausguß entsprechen würde, lassen die Gliederung der Nase in die einzelnen Abschnitte recht deutlich werden (Abb. 33). Der paraseptale Raum zeigt keine Besonderheiten oder Vorwölbungen, außer daß im vorderen Abschnitt der Pars anterior in der dem Sept. nasi anliegenden Schleimhaut kleine Drüsenpakete zu finden sind, die wir Gld. *nasales med. ant.* bezeichnen (Abb. 24). Daran schließen sich nach lateral ebenfalls kleinere Drüsenbezirke im Bereich des Tectum nasi, die als Gld. *nasales sup.* zu bezeichnen

wären (Abb. 24). Eine dritte Gruppe von Drüsen liegt in der Schleimhaut lateral der Lam. semicircularis. Sie zieht sich in den Rec. maxillaris und könnte Gld. *nasalis lat. sup.* benannt werden (Abb. 32). Alle die eben beschriebenen Drüsen liegen isoliert dicht unter dem Epithel der Nasenhöhle und münden ohne Ausbildung langer Ausführungsgänge an Ort und Stelle in das Nasenlumen. Eine große Drüsenmasse im hinteren Abschnitt

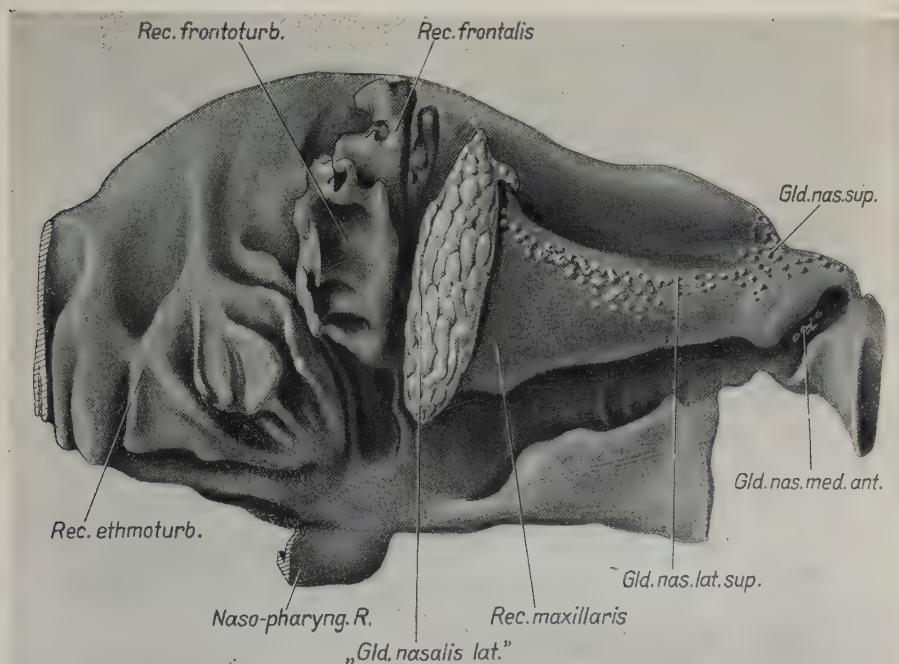


Abb. 33. Stadium D. Schleimhautrelief der Nase als Ausguß dargestellt bei 36facher Vergrößerung. Es wurden die Drüsen der Nasenhöhle mitabgebildet. Es lassen sich die einzelnen Abschnitte des Binnenraumes gut auf dieser Abbildung erkennen. Ansicht von lateral her

des Rec. maxillaris die „Gld. *nasalis lat.*“ (s. auch S. 251) umfaßt denselben von oben und lateral. Auch hier finden wir keinen längeren Ausführungsgang oder mehrere Gänge, sondern alle Drüsenpakete münden mittels vieler kleiner Gänge in den Rec. maxillaris selbst (Abb. 31).

Im hinteren Abschnitt dicht vor der Lam. transv. post. stehen die beiden Nasenhöhlen unter dem Sept. nasi miteinander in Verbindung, was dem Beginn des nasopharyngealen Raumes bzw. den Choanen entsprechen würde. Der D. nasopalatinus — ein

schmäler aber langer Schleimhautspalt — beginnt vor dem vorderen Ende des Maxilloturbinale und reicht bis zur Lam. transv. ant., die die Nasenhöhle im vorderen unteren Abschnitt erheblich einengt. Sonst entspricht das Schleimhautrelief bis auf Einzelheiten genau dem knorpligen Nasenskelett. Ein Jakobsonsches Organ konnten wir nur bei dem jüngsten von uns untersuchten Embryo finden.

Visceralskelett

Gehörknorpel bzw. -knochen

Der außerordentlich große *Malleus* besitzt ein kräftig entwickeltes Caput, das das Tegmen tympani von lateral überragt. Eine große, fast plane Gelenkfläche für den *Incus* liegt darunter auf der medialen aber insbesondere auf der hinteren Fläche des Knorpelmassivs, an dem in oraler Richtung der runde Meckelsche Knorpel fast rechtwinklig entspringt. Er verläuft leicht gebogen mit dem der anderen Seite konvergierend in die Gegend des Praemaxillare. Hier vereinigen sich die beiden Meckelschen Knorpel. Bei den älteren Exemplaren, bei denen die Gehörknorpel völlig verknöchert sind, ist der Meckelsche Knorpel bis auf kleine Reste im Gebiet der Symphysis mandib. völlig resorbiert. Sie sind allseitig vom Deckknochen des Unterkiefers umgeben. Es findet sich dann bei diesem Exemplar (Stad. E) ein rundlicher knöcherner *Proc. long. mallei*, der naturgemäß die gleichen Lagebeziehungen zur Ohrkapsel wie der Meckelsche Knorpel hat. Rechtwinklig vom Ansatz des *Proc. long. mallei* entspringt das *Manubrium*, das nach kurzem Verlauf in latero-oraler Richtung in einen langen Knorpelfortsatz parallel zum Meckelschen Knorpel ausläuft. Bei den älteren Foeten ist das Manubrium bis auf den oralen Fortsatz in gleicher Form erhalten. Es endet jetzt doch in einer dreikantigen Facette, die als Rest desselben anzusehen ist. Ein kleiner Vorsprung, der mit zunehmendem Alter größer wird, findet sich am oberen senkrecht nach unten verlaufenden Teil des Manubrium mallei. Da hier der *Musc. tensor tymp.* ansetzt, wollen wir ihn als *Proc. musc.* bezeichnen (Abb. 12, 15).

Der *Incus*, durch einen deutlichen Gelenkspalt vom *Malleus* getrennt, ist etwa S-förmig gestaltet. Das rundliche, später längliche nach caudal schauende *Crus breve* steht mit der Ohrkapsel in engerem Kontakt. Das *Crus longum* bildet hauptsächlich durch

seine Biegung oben beschriebene Form und steht mittels eines schon früh ausgebildeten Gelenkes mit dem Steigbügel in Verbindung (Abb. 15).

Am *Stapes* unterscheiden wir neben der gewölbten Fußplatte, die in der *Fen. ovalis* bindegewebig befestigt ist, das *Capitulum*, welches hier einem kleinen Stiel vergleichbar in voller Höhe, aber schmäler als diese von der Fußplatte entspringt. Im Capitulum findet sich bei den jüngeren Exemplaren (A bis D) eine kleine Öffnung, durch die die relativ früh obliterierte Art. *stapedia* zieht. Bei Exemplar E mit völlig verknöchertem Stapes ließ sich eine solche mit Sicherheit nicht mehr nachweisen. An der Ansatzstelle des *Musc. stapedius* findet sich ein kleiner Knorpelvorsprung.

Hyalskelett

Auffallend ist die große Ähnlichkeit des Kehlkopfes mit dem des Menschen. Der Reichertsche Knorpel entspringt an der Ohrkapsel im Massiv der *Crista parotica* und zieht zuerst nach caudal, um dann mit einem scharfen Knick nach vorn medial umzubiegen (Abb. 3, 14, 15). Er stellt bei allen Exemplaren eine kontinuierliche Verbindung zwischen Hyoid und Ohrkapsel her. Im verknöcherten Zustand findet sich an der Stelle des oben beschriebenen Knickes ein nach hinten gerichteter Fortsatz, der bei erwachsenen Tieren noch stärker entwickelt ist. Zwischen dem fest mit der Ohrkapsel verwachsenen *Tympanohyale* und dem daran anschließenden senkrecht nach unten verlaufenden *Stylohyale* findet sich ein gut ausgebildetes Gelenk, das sich auch beim Erwachsenen nachweisen läßt. *Stylo-* und *Cerato hyale*, wir folgen dabei der Einteilung von van Kampen (1905), sind dagegen knöchern miteinander verwachsen, ohne daß sich Spuren des Reichertschen Knorpels oder ein Gelenk nachweisen ließe. Das Zungenbein, vor dem oberen Rande des Schildknorpels gelegen, zeigt die üblichen Verhältnisse. Die *Cornua hyalia* gehen kontinuierlich in den Reichertschen Knorpel bzw. das *Stylohyale* über. Die *Cart. thyreoidea*, wie beim Menschen aus den beiden in einem stumpfen Winkel von 130° — 140° aufeinanderstoßenden Seitenplatten — *Lam. thyreoideae* — aufgebaut, trägt am oberen und unteren Ende in der Mittellinie je einen kleinen Einschnitt. Es besteht kein direkter Kontakt zum Zungenbein. Die unteren und hinteren Abschnitte der *Lam. thyreoidea* stehen in enger Verbindung mit je einem seitlichen Vorsprung

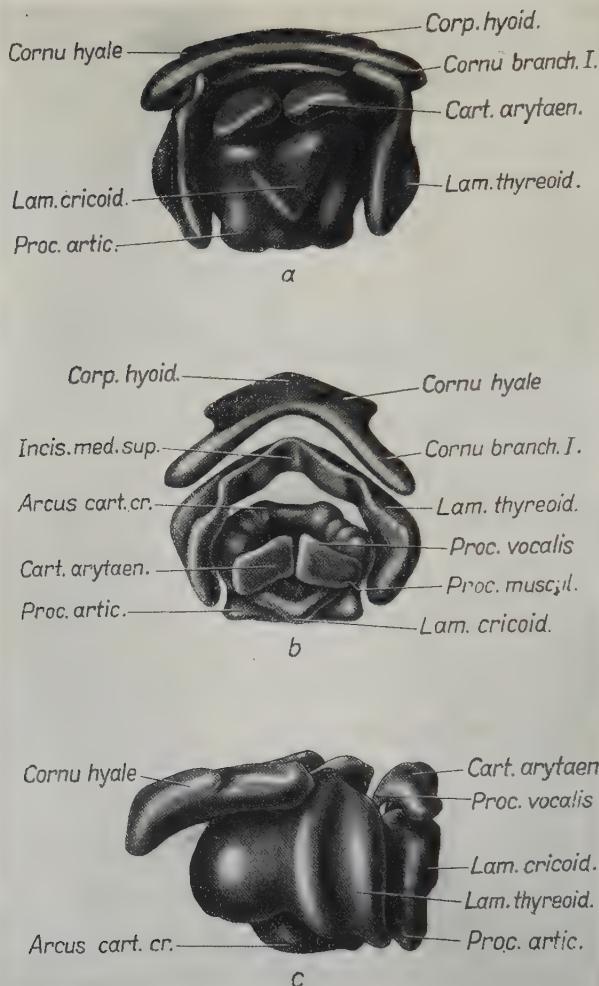


Abb. 34. Stadium D. a Kehlkopf von hinten; b von oben und c von der Seite her gesehen. 15fach vergrößert. Der Reichert'sche Knorpel wurde abgeschnitten

des Cricoids. Die *Cart. cricoidea*, aus dem flachen nach vorn gerichteten Arcus und der dorsal liegenden hohen Lam. cricoidea zusammengesetzt, hat in derselben in der Mitte eine kräftige Incisur. Die dadurch entstehenden paramedian gelegenen Knorpelhöcker tragen die beiden völlig voneinander getrennten Aryknorpel. Der Proc. vocalis ist spitz und etwas in das Kehlkopfinnere nach unten abgebogen, während die Proc. musculares mehr flächenförmig verbreitert sind (Abb. 34).

Deckknochen*Neurocranium**Interparietale*

Ein Interparietale ist bei Stadium C vorhanden und verschmilzt sehr bald nahtlos mit dem Supraoccipitale, ohne daß später irgendeine Grenze nachweisbar wäre. Es liegt als rundlicher Deckknochen dem gerade verknöchernden Supraoccipitale auf, übertritt es jedoch am oberen Rande ein erhebliches Stück. Ein Zusammenhang mit dem Parietale ließ sich nicht finden. Es wäre jedoch nicht ausgeschlossen, daß es sich bei dem eben beschriebenen Knochenkomplex um bindegewebig entstandenen Zuwachsknochen des Occipitale handelt, wofür das Fehlen eines eigenen beide Knochen isolierenden Periostes spricht (Abb. 6).

Parietale

Es entsteht zuerst (Stadium A) als Deckknochen auf der *Lamina parietalis* und dem hinteren Abschnitt der *Comm. parieto-*

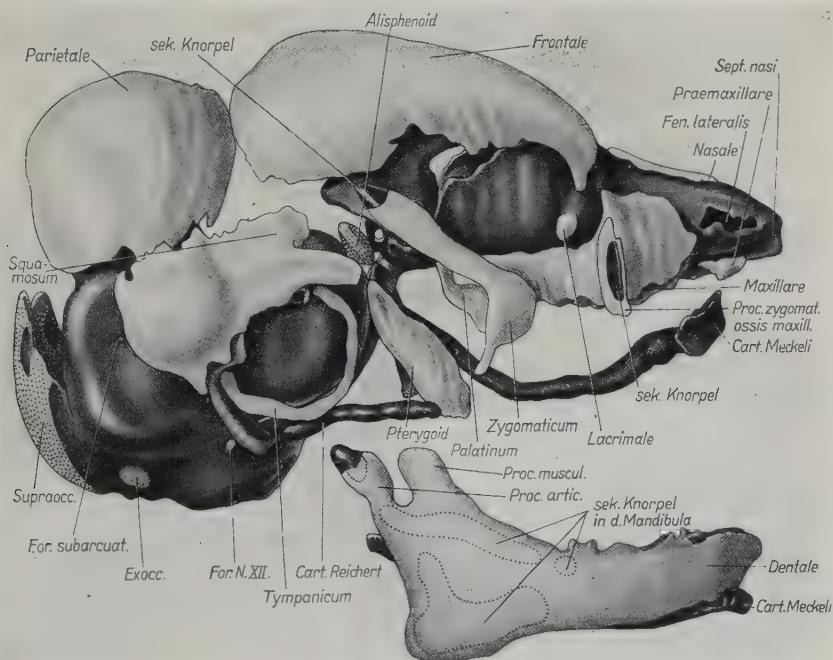


Abb. 35. Stadium D. Modell des Chondrocraniums von der rechten Seite gesehen bei 15facher Vergrößerung. Die Deckknochen hell. Dentale aus seiner natürlichen Lage entfernt. Hyoid abgeschnitten. Der linke Meckel'sche Knorpel in situ

orbitalis, ohne daß der Knochen den Knorpel an einer Stelle überragen würde. Später nach Resorption der orbitoparietalen Kommisur (Stadium D) hat das Parietale etwa die Form einer rundlichen flachen Schale. Es überragt dann die Lamina parietalis nach allen Seiten, schließt jedoch mit ihrem Unterrande ab. Mit einem kleinen Zapfen schiebt es sich seitlich zwischen Ohrkapsel und Oberrand des Squamosum, während es nach vorne bis dicht an das Frontale reicht. Bei den älteren Embryonen (Stadium E und F) ist die endgültige Form des Knochens weitgehend ausgebildet. Er stellt dann etwa einen rechteckigen in beiden Richtungen gewölbten Knochen dar, der über dem Gehirn in der Medianen mit dem der anderen Seite in engem Kontakt steht, während noch größere bindegewebig gedeckte Lücken zum Supraoccipitale und Sqamosum besonders in der Gegend des hinteren Ende des Petrosum bestehen. In oraler Richtung setzt sich das Parietale mittels eines Knochenzapfens mit dem vorderen Ende des Sqamosum in Verbindung, ohne daß sich hier eine Naht nachweisen ließe. Es geht nahe der Mittellinie ebenfalls für ein Stück kontinuierlich in das Frontale über, während nach lateral beide Knochen für den größten Teil getrennt sind und sich dabei das Parietale etwas über das Frontale schiebt. Nach unten lateral wird dieser Spalt durch die schon beschriebene Verbindung zum Sqamosum abgeschlossen.

Frontale

Während das Parietale den größten Teil des Cavum cranii abdeckt, schließt das Frontale etwa das vordere Drittel des Schädelinneren nach oben und zur Seite ab. Es ist bei Stadium A in enger Anlehnung an die *Comm. spheno-ethmoidalis* entstanden und ist nur im vorderen Abschnitt etwas breiter als diese (Abb. 2). Es bedeckt fast ganz die *Fen. olfact.*, da es dicht an die Mittellinie heranreicht. Bei weiterer Entwicklung (Stadium D) zieht der Knochen von der vorderen Kante des Parietale als ovale sich nach vorn verschmälernde Knochenschale bis zum hinteren Drittel des Tectum nasi und schiebt sich mit seinem lateralen Rand über den Paries nasi, während der mediale mit dem Frontale der Gegenseite bindegewebig verbunden ist. Der laterale Rand ist in diesem Stadium noch recht unregelmäßig geformt, denn hier scheint das Frontale noch den stärksten Zuwachs zu erhalten. Bei noch älteren Embryonen (Stadium E) steht das Fron-

tale wie schon beschrieben mit dem Parietale medial und lateral in festem nahtlosem Kontakt, außerdem ist es mit einem Fortsatz, der lateral des Alisphenoids nach unten gewachsen ist, mit dem vorderen Rande des Sqamosum verbunden. Entsprechend oben genannter Wachstumstendenz ist der Paries nasi völlig vom Frontale bedeckt. Im Bereich der Abknickung des Tectum nasi zwischen hinterem (subcerebralem) und vorderem (prae-

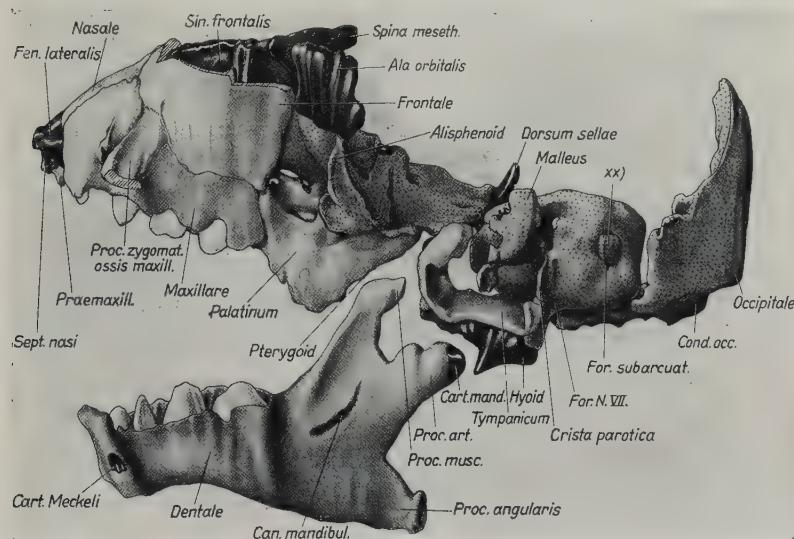


Abb. 36. Stadium E. Modell des Chondrocraniums von der linken Seite gesehen bei 15facher Vergrößerung. Es wurden die Deckknochen der Schädeleitenwand und des Schäeldaches entfernt. Unterkiefer nach dem unteren Bildrand zu verschoben. Ersatzknochen punktiert. Das Frontale wurde im Bereich des Sinus frontalis weggenommen. Zygomaticum abgeschnitten

cerebralem) Abschnitt der Nase ist das Frontale außerordentlich verdickt, so daß die knöcherne Nase nach außen völlig glatt erscheint. Vor der Lamina cribrosa, also im Bereich des Rec. fronto-turbinalis und Rec. frontalis erscheint das knorpelige Tectum nasi wie eingesunken, während das Frontale seine Form beibehält. Es entsteht so ein in sich abgeschlossener Raum zwischen beiden, den wir als Sinus frontalis bezeichnen wollen. Mittels kleiner Lücken im Knorpel steht dieser Raum mit der eigentlichen Nasenhöhle in Verbindung. Auffallend ist ein großer Hohlraum im Frontale, der von einer stark erweiterten Diploevene ausgefüllt wird, die durch zwei Öffnungen auf der cerebralen Fläche des Frontal mit den Venensinus des Gehirns in Verbindung steht,

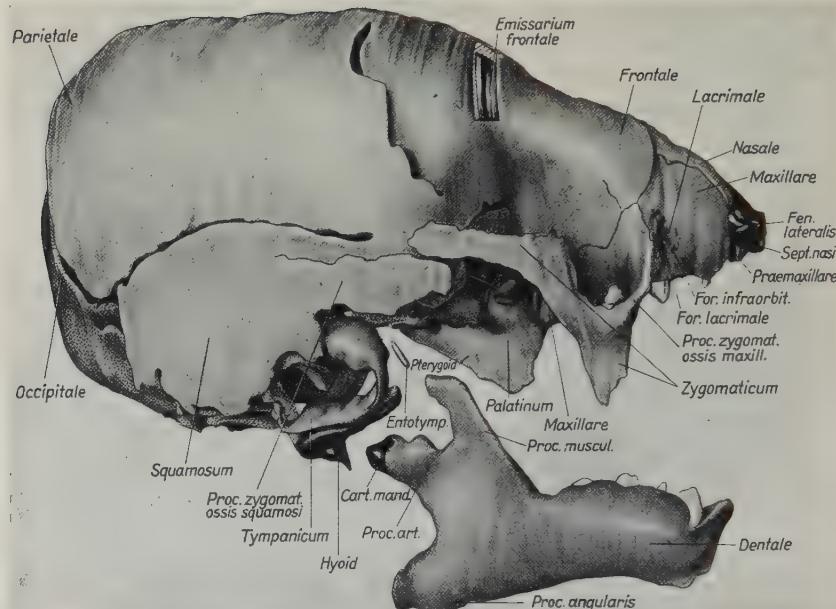


Abb. 37. Stadium E. Modell des Schädels von der rechten Seite, gleiches Modell wie Abb. 36. Deckknochen dargestellt. Unterkiefer wie bei Abb. 36, verschoben

ähnliches berichtete Reinbach (1952) von *Dasypus*. Nach oral ist das Frontale mit dem Nasale unter Bildung einer Naht verwachsen (Abb. 37).

Nasale

Das Nasale bedeckt bei allen Exemplaren hauptsächlich den lateralen Abschnitt des Tectum nasi, bzw. den Übergang in den Paries nasi. Es ist mit einem schmalen Knochenband vergleichbar, das dicht vor dem Hinterrand der Fen. lat. endet.

Praenasale

Ein Praenasale konnte nicht gefunden werden.

Sqamosum

Es stellt bei den jüngsten Foeten (Stadium A) einen länglichen Knochen dar, der seitlich die Gegend der Gehörknöchelchen bedeckt. Das Sqamosum lässt dann bei der Weiterentwicklung zwei Abschnitte unterscheiden: 1. einen caudalen fast rundlichen, der sich wie eine Schale auf die Gehörknorpel legt und das Cavum tympani nach lateral und unten begrenzt, während oben zunächst

noch ein freier Raum zwischen Ohrkapsel und Sqamosum bleibt. 2. Nach oral geht vom Sqamosum ein kräftiger Fortsatz, der in seinem caudalen Teil im Querschnitt etwa die Form eines H hat. Der laterale Schenkel — Proc. zygomaticus — nimmt Beziehungen zum Zygomaticum auf, während der mediale die Schädelseitenwand bilden hilft und später zu beträchtlicher Höhe heranwächst. Die untere zwischen den beiden Schenkeln gelegene Grube flacht sich nach oral zu ab und dient hier als Gelenkfläche für den Proc. articularis des Dentale. Die das Kiefergelenk bildenden Teile des Squamosum sind nicht überknorpelt, wie auch erst spät die eigentliche Gelenkhöhle angelegt wird. Spät wächst dann das Squamosum auf das Parietale und Frontale zu. Die wesentlichsten Formbestandteile bleiben auch dann unverändert, nur daß die oben beschriebene den medialen Schenkel des H-bildende Knochenlamelle erheblich an Höhe zugenommen hat und sich nicht mehr gegen den schalenförmigen Teil des Squamosum abgrenzen läßt (Stadium E). Der Knochen hat dann langgestreckte Form und bedeckt mit dem hinteren unteren Abschnitt, der stark nach basal ausgewachsen ist, fast die gesamte Ohrkapsel. Nach oral weist der Unterrand des Squamosum einen runden Einschnitt auf, der durch das bogenförmige Tympanicum fast zu einem Kreis ergänzt wird. An diesem Knochenring ist das Trommelfell aufgehängt (Abb. 36, 37). Das Manubrium mallei läuft in schräger Richtung von hinten oben nach vorn unten, dicht medial des Knochenringes und steht mit dem Trommelfell in Verbindung. Alle anderen Gehörknöchelchen sind vom Squamosum bedeckt. Der obere das Paukenhöhlendach bildende Anteil ist vom Cavum tympani her pneumatisiert, so daß ein länglicher nach oben spitz auslaufender nach oral und caudal jedoch stumpf endender Raum entsteht, in den besonders der große Kopf des Hammers weit hineinragt. Der etwa auf der Mitte des Knochens entspringende Proc. zygomaticus hat sich nicht wesentlich vergrößert und steht in bindegewebigem Kontakt mit dem schräg nach hinten oben verlaufenden Fortsatz des Zygomaticum, ohne jedoch — auch nicht postnatal — damit zu verwachsen (Abb. 35, 37).

Zygomaticum

Es findet sich als isolierter Knochenstab, der schräg von dem Gebiet lateral der Ala orbitalis nach oral bis zum hinteren Drittel

der Nasenkapsel verläuft (Stadium A) (Abb. 2). Am oralen Ende verbreitert sich später der Knochen und sendet einen fingerförmigen Fortsatz etwa rechtwinklig zum Gesamtknochen nach unten (Stadium D). Das obere Ende des Zygomaticum, das der Ala orbitalis benachbart ist, läuft in eine sekundär-knorpelige Spitze aus, die sich auch ein Stück in den Knochen hinein verfolgen lässt (Abb. 35). Bei den älteren Exemplaren (Stadium E) ist das Zygomaticum mit dem *Proc. zygomaticus maxill.* fest verwachsen, während es mit seinem nach hinten oben gerichteten Ast den *Proc. zygomaticus squam.* überlagert, ohne damit knöchernen Kontakt aufzunehmen.

Lacrimale

Nur bei den jüngeren Embryonen (Stadium B bis D) ist ein isoliertes Lacrimale zu finden. Es liegt über dem Maxillare, hinter dessen *Proc. facialis* und stellt einen rundlichen Knochen dar, durch dessen Zentrum der *D. lacrimonasalis* zieht. Das Lacrimale liegt dem Paries nasi dicht an (Abb. 35). Bei Exemplar E wird das Lacrimale in den am Paries nasi nach hinten hochwachsenden Fortsatz des Maxillare aufgenommen und in den Knochen an der Wurzel des *Proc. zygomaticus maxill.* eingebaut, ohne daß es noch durch eine Naht abgrenzbar wäre (Abb. 36, 37).

Septomaxillare (Nariale)

Ein Os Nariale konnte nicht gefunden werden.

Vomer

Der unpaare Vomer ist bei den jüngeren Stadien mit einer Rinne vergleichbar, die unter dem Septum nasi gelegen, etwa vom vorderen Rande der Lam. transv. post. bis dicht an den *D. nasopalatinus* reicht (Stadium D). Er setzt sich nach hinten mit zwei kleinen lateral der unteren Septumkante gelegenen Knochenzapfen für eine Strecke weit fort. In diesem Stadium liegt der sehr schmale Knochen in der durch die Paraseptalknorpel gebildeten Rinne, ohne zunächst Beziehungen zu diesen zu haben (Abb. 29, 30). Erst bei der weiteren Ausdehnung des Vomer werden die Paraseptalknorpel vom Deckknochen umwachsen und dann z. T. aufgelöst oder in den Knochen mit aufgenommen (Fuchs 1909). Dann hat der Vomer seine flachgewölbte Rinnenform durch starken Zuwachs in palatinaler Richtung verändert,

so daß er jetzt wie eine Verlängerung des Septum nasi wirkt (Abb. 3, 5).

Praemaxillare

Entsprechend der starken Reduktion des Gebisses insbesondere durch das Fehlen der Incisivi ist das Praemaxillare nur sehr schwach entwickelt. Es tritt jedoch schon relativ früh und groß auf, erhält aber später kaum noch einen merkbaren Zuwachs. Der Knochen hat bei den jüngeren Exemplaren rundlich-ovale Form und liegt seitlich vor der Lam. transv. ant. Er reicht etwa bis zur Hälfte der Fen. nasi lat. Anfänglich weist das Praemaxillare keine engeren Beziehungen zum Nasenskelett oder dem D. lacrimonasalis auf, der zwischen Praemaxillare und Atrioturbinale in das Nasenninnere verläuft (Abb. 24, 25). Bei Stadium E ist der Knochen dichter an die Lam. transv. ant. herangerückt und reicht bis zu der schon beschriebenen Abknickung des Septum nasi nach hinten. Bei den meisten Exemplaren konnten wir einen kleinen Knorpelzapfen am Septum dicht hinter dem Praemaxillare finden, dessen Bedeutung noch nicht geklärt ist (Abb. 23). Dieser Fortsatz liegt etwa in der gleichen Höhe wie die Dd. nasopalatini (Abb. 3, 5).

Maxillare

Auch das Maxillare ist verhältnismäßig klein und trägt bei den älteren Foeten (Stadium E) fünf Zahnanlagen, die wir dann beim adulten Tier zu rundlichen massiven Mahlzähnen entwickeln finden. Im Anfang stellt das Maxillare einen konkav gebogenen Knochen dar, der dem Paries nasi dicht anliegt und nach hinten einen freien Fortsatz trägt, der mehr horizontal gestellt ist (Stadium A, Abb. 2). Bald können wir am Maxillare bei Stadium D vier Hauptabschnitte unterscheiden:

1. die *Pars facialis*, die den Paries nasi bedeckend, sich an der Nasenseitenwand zunächst im vorderen Abschnitt in Richtung auf das Nasale zuschiebt.
2. das relativ schmale fünf Alveolen bergende *Corpus maxillare*,
3. einen langen schmalen *Proc. palatinus* und
4. einen bei den jüngeren Exemplaren (Stadium D) völlig vom Maxillare isolierten seitlich vom Proc. facialis nach lateral unten verlaufenden Knochenspan, den *Proc. zygomaticus* (Abb. 35).

Er ist zur Nase leicht konvex gebogen und enthält im Zentrum eine große Sekundärknorpelspange. Mit weiterer Entwicklung dehnt sich besonders die Pars *facialis* (Stadium E) aus, erreicht den oberen Rand des Paries nasi und steht schließlich mit dem *Nasale* durch eine Naht in Verbindung. Auch weiter caudal ist jetzt der Kontakt mit dem die Nasenseitenwand überdeckenden *Frontale* hergestellt. Ein isoliertes *Lacrimale* ist nicht mehr zu finden. Es wurde vielmehr in den Knochen des *Maxillare* aufgenommen, nachdem sich vorher dasselbe von außen auf das *Lacrimale* aufgelagert hatte. Der *Proc. zygomaticus* ist in der Nähe des ehemaligen *Lacrimale*, dicht hinter dem *For. lacrimale* mit dem *Maxillare* und distal mit dem oralen Ende des *Zygomaticum* verschmolzen. Im Verwachsungsgebiet mit dem *Maxillare* sind die Nähte z. T. noch sichtbar (Abb. 36, 37). An dieser Stelle verläuft der *N. infraorbitalis* jetzt im Knochen, um jedoch dicht vor dem *Proc. zygomaticus* durch das *For. infraorbitale* wieder auszutreten. Die *Pars palatina*, jetzt kräftig entwickelt, stellt eine querstehende dicke Knochenplatte dar, die bis zur Mittellinie reicht und so einen weitgehend vollständigen definitiven Nasenboden bildet. Nach caudal steht der verschmälerte Gaumenfortsatz mit dem *Palatinum*, das sich medial am hinteren Ende der *Pars alveolaris* vorbeigeschoben hat, in nahtlosem Kontakt.

Viscerocranum

Palatinum

Das *Palatinum* reicht etwa von der Gegend der *Lam. transv. post.* bis dicht vor die *Ala orbitalis* und liegt mit seinem hinteren Abschnitt der Trabekelplatte und den seitlich der *Cupula post.* gelegenen *Antorbitalknorpeln* dicht an. Bei den jüngeren Exemplaren stellt es einen völlig isolierten Knochen dar, an dem wir zwei um rund 90° verdrehte runde Flächen unterscheiden können. Die hintere vertikal gestellte ist etwa genau so groß wie die oral davor liegende fast horizontal gerichtete *Pars palatina* (Stadium D). Beide sind durch ein kurzes Mittelstück das *Corpus* verbunden, das in eine quergestellte Lamelle — *Pars perpendicularis* — nach unten sich verbreiternd ausläuft (Abb. 5, 35). Bei Stadium E ist die vertikal nach hinten oben gerichtete Partie zum größten Teil mit dem *Pterygoid* nahtlos verschmolzen, während die *Pars palatina* sich stark vergrößert hat und mit dem

Gaumenfortsatz des Maxillare verwachsen ist. Eine deutlich ausgebildete pars perpendicularis als nach unten gerichtete Fortsetzung des Körpers des Palatinums ist nicht mehr erhalten. Dagegen weist der Knochen auf seiner ganzen Länge am oberen Rande eine nach lateral offene Rinne für die Äste des zweiten Trigeminusastes und das Ganglion sphenopalatinum auf (Abbildung 23 c). Der N. palatinus tritt von der medialen Seite durch eine gesonderte Öffnung am vorderen Ende dieser Rinne in dieselbe ein (Abb. 36, 37).

Pterygoid

Das Pterygoid ist relativ früh schon angelegt und stellt bei Stadium A einen länglich-ovalen Knochen dar, der in keinerlei Verbindung zur Basis steht. Er liegt unter der Cupula post. beidseits dicht neben der Mittellinie und entspricht der Spitze des späteren Pterygoids (Abb 2). Dicht dahinter finden wir einen in diesem Stadium völlig isolierten runden Knorpel, der nach rostral in ein gegen die Umgebung nicht scharf abgrenzbares mesenchymales Blastem übergeht. Soweit sich hier überhaupt eine Aussage treffen läßt, entspringen die beiden Mm. pterygoidei hiervon, und zwar der M. pteryg. ext. vom vorderen Rand des Knorpels und der M. pteryg. int. von der lateralen Seite des Blastems. Bei dem nächst älteren Stadium (Exempl. D), bei dem das Pterygoid recht kräftig entwickelt ist, findet sich kein freies Knorpelement mehr. Der Knochen beginnt jetzt dicht unter der Ala temporalis und zieht schräg nach vorn unten bis in die Gegend der Cup. post. Er trägt an der oberen medialen Kante einen kleinen zur Basis gerichteten Fortsatz, so daß eine nach dorsal offene Rinne entsteht, in der der N. pterygoideus verläuft. Die Knochenschale des Pterygoids umhüllt ein relativ ausgedehntes knorpeliges Zentrum, in dem sich einige Verknöcherungsherde nachweisen lassen (Abb. 17, 18). Es erscheint wahrscheinlich, daß das ursprünglich isolierte Knorpelement (Stad. A) nunmehr durch eine caudalwärts gerichtete Entfaltung des Pterygoids von diesem umschlossen wurde. Das Knorpelstückchen wäre somit als Cart. pterygoidea zu deuten, die bei *Bradypus* getrennt von der Ala temp. angelegt würde und erst sekundären Kontakt mit dem Pterygoid finde. Es läßt sich allerdings lediglich anhand der von uns untersuchten Embryonalstadien nicht sicher entscheiden ob das fragliche Knorpelement nicht einem „Sekundärknorpel“ entspricht

und für seine Genese jene Gesichtspunkte gelten, die Starck (1943) diskutiert hat. Mehr Wahrscheinlichkeit besitzt jedoch die Annahme, daß die Cart. pterygoidea bei *Bradypus* dem Proc. pterygoideus anderer Formen homolog ist. Leider lassen sich die Ursprungsverhältnisse der Mm. pterygoid. nicht zur Klärung dieser Frage heranziehen, da ihre Sehnen bei dem jüngeren Stadium (Exemplar A) noch nicht deutlich ausdifferenziert sind; bei dem älteren Exemplar (Stadium D) beide Muskeln jedoch von der Knochenschale des Pterygoids entspringen (Abb. 3, 5, 16). Schließlich verwächst das Pterygoid mit dem hinteren vertikal stehenden Abschnitt des Palatinum zu einer hohen senkrecht stehenden Wand, die den nasopharyngealen Raum begrenzt (Stadium E). Beide Knochen verschmelzen teilweise ohne Ausbildung einer Wand miteinander. In diesem Stadium ist der vordere Abschnitt — die Lam. perpendicularis — relativ dünn, während der kleinere hintere Teil — das Corpus — einen dreieckigen Querschnitt zeigt und relativ kräftig entwickelt ist (Abb. 36, 37).

Tympanicum

Es stellt etwa einen zu zwei Dritteln geschlossenen Kreis dar, der sich von lateral unten um die Gehörknöchelchen legt (Stadium E). Bei jungen Embryonen (Exemplar E bis D) hat das Tympanicum einen rundlichen Querschnitt, während es durch verstärktes Wachstum in lateraler Richtung später zu einem breiten Knochenband wird, das die frühere Form aber genau beibehalten hat (Abb. 35, 36, 37). Es reicht jetzt von der Crista parotica, mit einer Incisur das Stylohyale von lateral umfassend, bogenförmig bis vor den vorderen Pol der Ohrkapsel und bildet dabei den Boden der Paukenhöhle. Auf der Unterseite liegt ihm der Reichert'sche Knorpel bzw. das Hyale dicht an (Abb. 14, 15).

Entotympanicum

Das Entotympanicum tritt außerordentlich spät auf (Stadium E), ohne daß wir vorher einen knorpeligen Vorläufer finden könnten. Wir sehen zunächst einen völlig isolierten kleinen stabförmigen Knochen beidseitig der Mittellinie etwa im Grenzgebiet Ali-Basisphenoid, der von dichtem Bindegewebe eingehüllt ist (Abb. 37). Sehr schnell wächst nun dieser Knochen bei Stadium F zu einem langen Fortsatz aus und schiebt sich in den Raum, der zwischen dem medialen Rand des Tympanicum und der Basis

cranii freibleibt. Dabei deckt er die vom Tympanicum noch freigelassenen Abschnitte der Ohrkapsel völlig zu, die dann nur noch in der Gegend des Abganges des Stylohyale (hier echte Gelenkbildung zum Tympanohyale) an der Bildung der Unterseite des Schädelns beteiligt ist. In diesem Stadium (Abb. 38 b) nimmt das Entotympanicum engere Beziehungen zur A. carotis interna auf und bildet in seiner gesamten Länge eine Halbrinne aus, in die sich die Arterie einlagert, um vor der Ohrkapsel durch das große von Ohrkapsel und Alisphenoid begrenzte For. caroticum in das

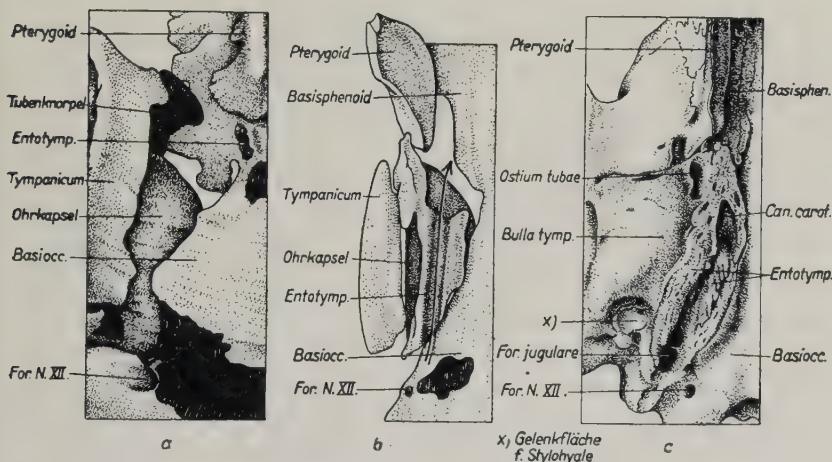


Abb. 38a—c. Entwicklung des Entotympanicum. Blick auf die Basis des Craniums von unten. a Stadium E 15fach, b Stadium F 15fach, c erwachsenes Exemplar etwa 10fach. Bei Abb. 38a sind die noch knorpeligen Abschnitte schwarz-weiß gestreift dargestellt, ebenso bei Abb. 38 b

Schädelinnere zu gelangen. An dieser Stelle umwächst das Entotympanicum mit einem vor dem oralen Ohrkapselpol aufsteigenden Knochenast die A. carotis int. von lateral. Auch auf der medialen Seite ist ein solcher Fortsatz in Ausbildung begriffen; beide vereinigen sich später, wie wir es beim erwachsenen Tier sehen, über der Arterie und decken so den Eintritt des Gefäßes in das Schädelinnere nach außen ab. Das Entotympanicum verwächst später mit dem Tympanicum und der Schädelbasis. Es reicht bis zum Austritt der Nerven der Vagusgruppe nach hinten, die von einem Schenkel des Entotympanicum von lateral und medial umfaßt werden und so durch ein sekundäres For. jugulare treten (Abb. 38 c).

Goniale

Ein Goniale ließ sich mit Sicherheit nicht nachweisen. Jedoch haben wir bei Stadium E lateral des vorderen Endes des Tegmen tympani mehrere sehr kleine Knochenstückchen gefunden, die erst sehr spät aufgetreten sind. Ihrer Lage zur Chorda tympani nach könnten sie Rudimente einer Anlage des Goniale darstellen. Sie haben keinerlei Beziehungen zum Unterkiefer, dem Meckelschen Knorpel oder dem Malleus (s. S. 232).

Dentale

Der Unterkiefer ist bei jungen Embryonen (Stadium A) zunächst ein langer Knochen, der von oben her den Meckel'schen Knorpel von beiden Seiten umfaßt, ihn jedoch nirgends ganz umwachsen hat. Nach hinten stumpf abgewinkelt setzt sich das Corpus dent. in den *Proc. articularis* fort, der am Ende ein relativ langes rundliches Stück sekundären Knorpels trägt. Dicht darunter schiebt sich ein schmaler kurzer Knochenfortsatz parallel zum *Proc. articularis* auf der lateralen Seite des Meckelschen Knorpels nach hinten. Alveolen sind bei diesem Exemplar noch nicht ausgebildet (Abb. 2).

Bei Stadium D hat das Dentale schon weitgehend seine endgültige Form erhalten. Es unterscheidet sich von dem der älteren Embryonen nur noch durch seine Leichtigkeit und Zierlichkeit im Bau, so daß wir uns eine Schilderung dieses Stadiums ersparen können (Abb. 3, 35).

Auffallend ist bei Stadium E, das einen gut entwickelten Unterkiefer besitzt, der außerordentlich schwere Körper des Dentale, der jederseits vier Zähne in tiefen Alveolen trägt, die in einer Reihe hintereinander stehen, da im Bereich der Symphysis dent. die Zähne fehlen. Ein kräftiger *Proc. muscularis* hat sich vor dem Wurzelgebiet des kurzen etwas plumpen *Proc. articularis* ausgebildet, dessen hinterer, für den Kontakt mit der Fossa art. sqam. bestimmter Abschnitt überknorpelt ist und länglich runde Form hat. Die fast quadratische, leicht gewölbte Gelenkfläche des *Proc. articularis* des erwachsenen Tieres wird erst postnatal durch Umformung gebildet. Der *Proc. angularis* zeigt schon bei den jüngeren Exemplaren eine leichte Ausziehung nach hinten, die sich mit zunehmendem Alter durch verstärkten Muskelansatz vergrößert. Der Meckel'sche Knorpel, der bei den jüngeren Exemplaren schon weitgehend bis auf eine kleine Strecke auf der Innen-

seite des Unterkiefers vom Knochen umwachsen war (Abb. 3), ist bei diesem Exemplar völlig resorbiert. Im Inneren des Corpus dent. findet sich der Canalis n. alv. mand., mit dem die Alveolen breit in Verbindung stehen. Nach hinten setzt sich der Kanal in eine nach medial offene Rinne fort, durch die der Nerv am Unterkieferast aufsteigend verläuft (Abb. 36). Bei den jüngeren Exemplaren (Stadium D) ist im Bereich des Angulus ein großer Sekundärknorpel in das Innere des Knochens eingeschlossen, der bis in das hintere Viertel des Körpers reicht. Er steht nicht mit dem Knorpel des Proc. articularis in Verbindung (Abb. 35).

Vergleichender Teil

Im Anschluß an die Schilderung der Verhältnisse des Chondrocraniums von Bradypus sollen nun zusammenfassend die Ergebnisse besprochen werden. Dabei wollen wir nur die wichtigsten für Bradypus charakteristischen Befunde betrachten und mit den an anderen Säugern, besonders an anderen Xenarthra gemachten Beobachtungen vergleichen.

Der Übersichtlichkeit halber soll hier die gleiche Gliederung wie im beschreibenden Teil beibehalten werden.

Regio occipitalis

In der Hinterhauptsregion finden sich keine besonders charakteristischen Merkmale. Die *Chorda dorsalis*, deren Verlauf de Burlet (1913) bei einem 17,5 mm langen Embryo von Bradypus cucull. mit ventral antebasilär bezeichnet, wohl bis jetzt dem einzigen bekannten Fall, wird bei Bradypus früh resorbiert, denn selbst bei dem jüngsten von uns untersuchten Embryo von 32 mm Gesamtlänge (Stadium A) ließen sich Reste nicht mit Sicherheit auf längere Strecke nachweisen. Jedoch glauben wir den Befund de Burlets bestätigen zu können, da wir, wo Chordareste noch vorhanden waren, diese ventral der Basalplatte fanden.

Wenn wir die Gegend des For. hypoglossi als Grenze zwischen Basalplatte und Pila occipit. annehmen, so würden die Hinterhauptskondylen auch für Bradypus nur aus dem Gebiet der Pfeiler gebildet werden. De Burlet beschrieb außerdem bei dem oben genannten Exemplar einen rudimentären Wirbelkörper im Dens epistrophei. Bei Exemplar A konnten wir einen gesonderten mit dem Zahn des Epistropheus verschmelzenden Knorpel nicht

mehr finden, vielmehr war der Dens epistrophei völlig einheitlich und wies keine Besonderheiten auf.

Die bei Exemplar A noch andeutungsweise vorhandene Verbindung zwischen Fiss. metotica und For. hypoglossi entspricht wohl ganz dem Verhalten, wie es Noordenbos (1905) für Talpa und Levi (1909) für den Menschen beschrieb und wie es auch Fawcett (1921) bei Dasypus gefunden hat. Ich glaube, daß diese Bilder bei Untersuchung entsprechend junger Embryonen noch viel häufiger gefunden würden und einen allgemein verbreiterten Entwicklungsmodus darstellen. Die von de Burlet bei einem Bradypus Embryo abgebildeten zwei Hypoglossuslöcher, ähnliche Verhältnisse wurden von Stark auch für Manis beschrieben, können als Zwischenstufe auf dem Wege zu einem einheitlichen For. N XII. bewertet werden, wie wir es bei allen älteren Exemplaren gefunden haben (s. S. 213, Abb. 1).

Voit (1909) und später Matthes (1921, 1922) verstehen unter der *Lamina alaris* eine von der Außenseite der Occipitalpfeiler entspringende Knorpelplatte, die die Ohrkapsel unterlagert oder sich mit dieser verbindet. Es entsteht dabei zwischen Ohrkapsel und Lam. alaris eine Nische — der Rec. jugularis —, durch die die

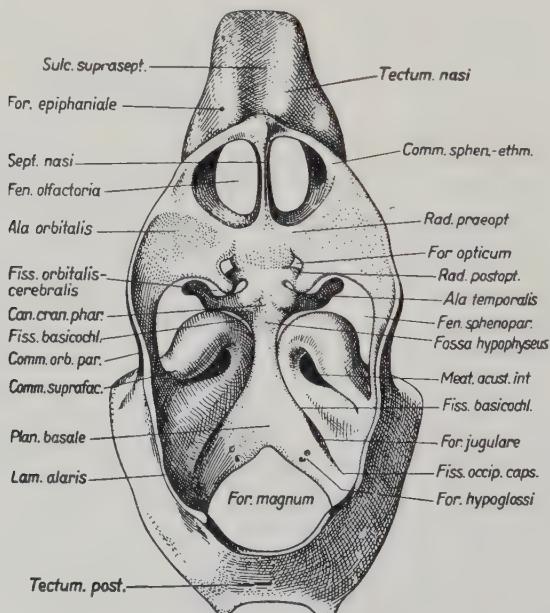


Abb. 39 a

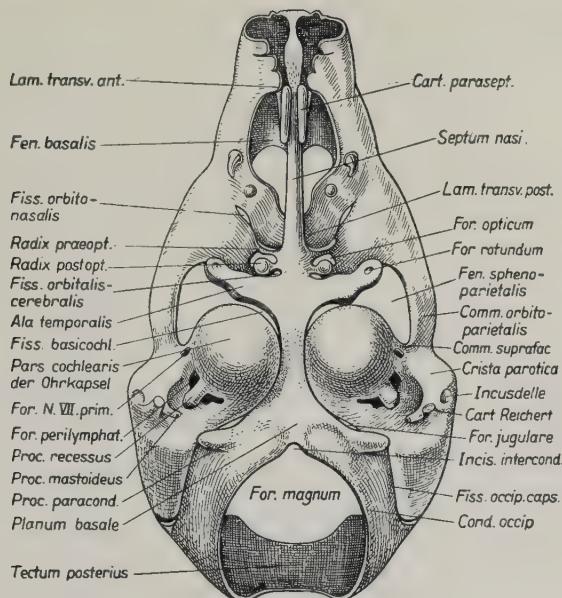


Abb. 39 b

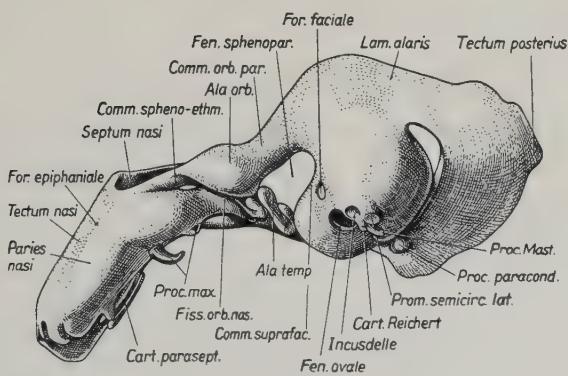


Abb. 39 c

Abb. 39a—c. Modell eines 17,5 mm großen Embryo von *Bradypus cuculliger*, angefertigt von de Burlet. Abgebildet in M. Weber, „Die Säugetiere Bd. I“. Umgezeichnet und z. T. neu beschriftet. a Ansicht von oben, b Ansicht von unten, c Ansicht von der linken Seite. Unterkiefer fehlt im Original

Nerven der Vagusgruppe nach ihrem Austritt aus dem Schädelinneren durch die Fiss. metotica hindurchziehen. Auch *Bradypus* hat eine deutlich entwickelte aber kleine Lam. alaris, die jedoch nirgends mit der Ohrkapsel in direktem Kontakt steht, während eine solche *Dasypus* fehlt und bei *Manis* nur geringgradig ausgebildet, jedoch mit der Ohrkapsel lateral des For. hypoglossi

verschmolzen ist. Den Monotremen fehlt eine ähnliche Bildung ganz, während *Didelphis* eine Lam. alaris besitzt, aber bei *Peraeomys* eine entsprechende Bildung vermißt wird. Bei den Insektivoren ist sie bei *Erinaceus* und *Talpa* nicht vorhanden, findet sich aber im allgemeinen bei Chiropteren, Carnivoren, Ungulaten und den Primaten, wenn auch verschieden stark entwickelt.

Einen Proc. paracondyloideus und mastoideus konnten wir bei allen von uns untersuchten Stadien im Gegensatz zu dem von de Burlet modellierten Exemplar, das beide Fortsätze deutlich aufweist, nicht finden.

Rainbach hält es auf Grund genauer Untersuchung der Ursprungsverhältnisse der in der Hinterhauptsregion ansetzenden Muskeln für nicht ausgeschlossen, daß Proc. paracondylicus und Lam. alaris wenigstens zum Teil auf die gleiche Anlage zurückgehen. Es ist daran zu denken, daß der von de Burlet abgebildete Proc. paracondylicus bei einem 17.5 mm großen Embryo von *Bradypus cucull.* sich in der Lam. alaris, die von uns beschrieben wurde wiederfindet, dadurch daß er sehr schnell und stark nach lateral ausgewachsen ist. Da keine entsprechenden Stadien zur Verfügung standen, konnten wir leider diese Annahme nicht nachprüfen (Abb. 39).

Regio otica

Auffallend ist hier zunächst die Ausbildung einer tiefen Fossa subarcuata (s. S. 220, Abb. 3, 7), die auf die laterale Seite der Ohrkapsel durchgebrochen ist und so ein For. subarcuatum bildet, wie wir es von den Chiropteren her kennen. Eine Reduktion des Knorpels der Ohrkapsel im Bereich der Massa angularis, wie sie Reinbach (1952) für *Dasypus* und Starck (1941) bei *Manis* als Rec. angularis beschreiben, ist auch bei *Bradypus* zu finden. Jedoch ist die Auflockerung durch bindegewebig ausgefüllte Hohlräume des zwischen den Bogengängen gelegenen Knorpelmassivs nicht so eindrucksvoll, wie bei den oben erwähnten Formen, da der größte Teil der Massa angularis durch das For. subarcuatum bzw. die Fossa subarcuata schon reduziert wurde. Beziehungen des Flocculus cerebelli, die Fawcett für die Ausbildung einer Fossa subarcuata als ursächlich annimmt, wie auch einen engeren Kontakt zum Plexus chorioideus ventr. IV, wie er für *Mus* von Reinbach beschrieben wird, bestehen bei *Bradypus* zumindest für die von uns untersuchten Stadien nicht.

Frick (1953) findet bei älteren Embryonen von *Myotis* den Flocculus cerebelli im For. subarcuatum, während bei jüngeren Exemplaren eine solche Lagebeziehung noch nicht besteht, eine Fossa subarcuata jedoch schon ausgebildet ist. Auffallend ist der große Gefäßreichtum in diesem Abschnitt, so daß wir mit Frick annehmen, daß hierin ein wesentlicher Faktor für die Entwicklung einer Fossa subarcuata zu sehen ist, zumal bei *Bradypus* nie engere Beziehungen zum Flocculus cerebelli oder dem Plexus chorioideus ventr. IV. bestehen. Auch für sehr junge Stadien, glauben wir eine solche Beziehung ausschalten zu dürfen, da der zwischen den Ohrkapseln gelegene basale Raum des Cavum cranii außerordentlich schmal ist und erst nach Drehung der Ohrkapseln nach außen bei den älteren Foeten vom Gehirn eingenommen wird, das bei den jungen Exemplaren, bei denen der schmale hohe Raum zwischen den Ohrkapseln mit gefäßreichem meningealem Bindegewebe ausgefüllt wird, wesentlich höher liegt.

Delattre (1950) nimmt zwar für die Entwicklung der Fossa subarcuata keine direkten Beziehungen zum Flocculus cerebelli an, vertritt jedoch eigenartigerweise die Ansicht, daß die Fossa subarcuata erst sehr spät angelegt wird und postnatal ihre endgültige Form erhält. Dies scheint uns außerordentlich zweifelhaft, zumal außer unseren Beobachtungen eine größere Reihe von einwandfreien Befunden für die embryonale Anlage und auch Ausgestaltung der Fossa subarcuata vorliegen (Reinbach, Frick u. a.).

Der bei Stadium E im For. subarcuatum gefundene völlig isolierte Deckknochen (Abb. 40) scheint ein Operculum zum Verschluß desselben darzustellen. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß der Knochen durch weitere Vergrößerungsprozesse des For. subarcuatum entstanden ist und dadurch aus dem Massiv der knöchernen Ohrkapsel herausgelöst wurde. Gegen diese zweite Annahme spricht allerdings, daß das For. subarcuatum sich bei Stadium E nicht wesentlich gegenüber Stadium D vergrößert hat. Außer bei *Myotis* finden wir auch bei *Elephantulus* (Roux) und *Sus* (Mead 1909) ähnliche Verhältnisse, beide haben neben einer Fossa subarcuata einen Rec. angularis.

Bradypus hat anfänglich zwei Foramina acustica:

1. *Foramen acousticum sup.* für Ram. amp. lat. und ant. Ram. sacc. min. und Ram. utricul.

2. *Foramen acusticum inf.* für N. cochlearis, Ram. sacc. maj.
und Ram. amp. post.

Ein *Foramen singulare* für den Ram. amp. post. gliedert sich erst später vom For. acust. inf. ab, so daß endgültig drei Foramina acust. vorhanden sind, die alle in einer tiefen Grube, dem Meatus acust. int. liegen (s. S. 223, Abb. 11, 14). Die bei *Bradypus* gefundene Aufteilung des N. stato-acusticus entspricht den für *Homo* bekannten Verhältnissen, während *Manis* (Starck) mit einem For. acust. sup. und inf. dem von Voit bei *Lepus* geschilderten Ver-

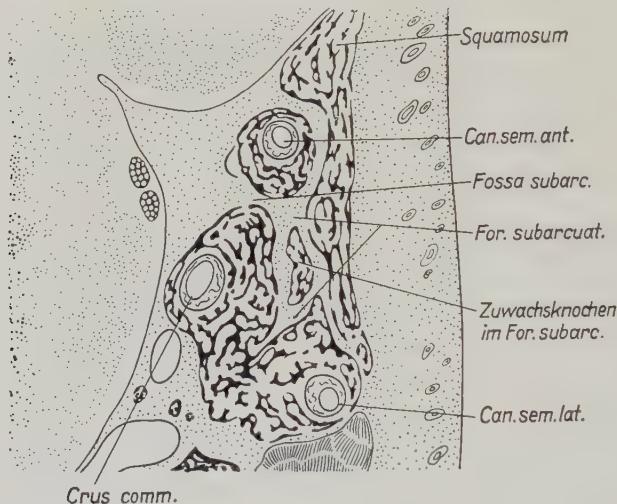


Abb. 40. Stadium E. Schnitt durch die linke Pars canalicularis. 15fache Vergrößerung. Bereich des isolierten Knochens im Foramen subarcuatum

zweigungstyp entspricht. *Dasyurus* dagegen steht mit vier getrennten Eintrittsstellen der Octavusäste, nämlich den For. acust. sup. und inf., dem For. singulare und einem For. acust. ant. für den gesonderten Durchtritt des N. cochlearis dem von Fawcett (1917) bei *Microtus* erhobenen Befund sehr nahe. Auch wir sind mit Matthes der Ansicht, daß den verschiedenen Durchtrittstypen des N. VIII. keine wesentlich vergleichend-anatomische Bedeutung zukommt, wie aus den eben 'geschilderten Unterschieden doch naher Verwandter leicht zu ersehen ist.

Das Tegmen tympani ist bei *Bradypus* auffallend klein und stellt zunächst einen Knorpelzapfen dar, der am oberen Rande der Crista parotica entspringt und später als längliches Knochen-

band dem oberen lateralen Abschnitt des Petrosum anliegt. Es hat keinerlei Beziehungen zu den Gehörknöchelchen, die lateral des Tegmen tympani liegen und auch nicht von diesem bedeckt werden, sondern frei die Ohrkapsel von lateral überragen (Abb. 15). Die Verhältnisse entsprechen den von Starck bei *Manis* geschilderten und erinnern an die Zustände, wie wir sie bei den Marsupialiern finden. *Dasypus* hat dagegen nach den Angaben von Reinhbach ein gut entwickeltes Tegmen tym., das die Gehörknöchelchen überdeckt, aber wie bei *Bradypus* weit nach vorn reicht, ohne mit der Ohrkapsel verwachsen zu sein. Eine Comm. suprafacialis ist gut ausgebildet, wie auch der Verlauf des N. facialis in einer tiefen Rinne dem bei den Säugern üblichen Verhalten entspricht. Die Chorda tympani verläßt den N. VII. kurz vor dessen Austritt aus dem Schädel und zieht lateral um das Stylohyale, während bei *Manis* nach den Untersuchungen von Starck die Chorda tympani medial eines Fortsatzes dem Proc. styloides verläuft. Das Verhalten ist m. W. unter den Placentaliern einmalig und findet sich nur noch bei einigen Marsupialiern (*Didelphis*, *Dasyurus* und *Phasalarctus*). Starck hält es für sehr wahrscheinlich, daß das Verhalten der Chorda tympani, das zwar eine Besonderheit darstellt, auf die frühe Resorption des Reichertschen Knorpels zurückgeht, unter dem die Chorda tympani gleichsam hinweggerutscht ist, also kein grundsätzlich anderes Prinzip verkörpert. Ein Cavum supra-cochleare Voit, in dem das Ganglion geniculi liegt, ist ebenfalls vorhanden, wird jedoch wegen der geringen Entfaltung des Tegmen tympani von diesem nicht bedeckt, sondern ist nach lateral völlig offen.

Recht interessant sind die Beziehungen der Ohrkapsel zu den ihr benachbarten Abschnitten des Craniums (Stadium A bis D). So steht eine breit mit der Pars canicularis der Ohrkapsel verbundene schmale aber hohe Lam. parietalis mittels der Comm. parieto-orbitalis mit der Ala orbitalis in Verbindung (Abb. 2, 3). Lam. parietalis und auch die parieto-orbitale Kommissur sind jedoch bei *Bradypus* wesentlicher schwächer als bei *Dasypus* ausgebildet, der eine weitgehend vollständige knorpelige Schädelseitenwand ähnlich wie die Marsupialia aufweist. Bei *Manis* (Starck) dagegen fehlt eine geschlossene Lam. parietalis (an Spätstadien). An ihrer Stelle finden sich drei isolierte teilweise auch noch mit der Ohrkapsel verbundene Knorpel, die als Relikte einer Lam.

parietalis angesehen werden müssen, während eine Comm. parieto-orbitalis überhaupt nicht angelegt ist. So stellt Bradypus mit den den Nagern ähnlichen Verhältnissen ein gutes Zwischenglied für die Reduktion der Lam. parietalis dar, insbesondere, wenn wir berücksichtigen, daß bei Bradypus sehr bald die parieto-orbitale Kommissur und kurz danach auch die Lam. parietalis aufgelöst wird.

Bei den jüngsten Exemplaren (Stadium A, Abb. 1) wird die Ohrkapsel durch eine gut ausgebildete Kommissur mit der Basalplatte und dem Pilum occipitale verbunden. Die basicapsuläre Kommissur wird durch eine große Fiss. basicapsularis dabei in einen vorderen und hinteren Abschnitt zerlegt, während die occipito-caps. Kommissur durch die Fiss. metotica noch nach oral begrenzt wird. Sehr bald setzt nun eine Reduktion der Kommissuren von oral nach caudal ein, so daß zuerst nach Auflösung der Comm. basi-caps. ant. das vor dem rostralen Ohrkapselpol gelegene For. caroticum mit der Fiss. basi-caps. zusammenhängt. Bald wird auch die hintere basicapsuläre Verbindung gelöst, so daß die Ohrkapsel nur noch mittels der Comm. occipito-capsularis mit dem Pilum occipitale verbunden ist, während die Fiss. metotica in die basicapsuläre Fissur aufgenommen wurde, die jetzt vom rostralen Ohrkapselpol bis zum Pilum occipitale reicht. Schließlich ist die Ohrkapsel nach Reduktion der Verbindung zu den Occipitalpfeilern völlig vom Cranium isoliert, da eine alicochleare Kommissur auch andeutungsweise nicht existiert (Stadium E). Auch Reste einer solchen ließen sich am völlig glatten vorderen Ohrkapselpol nicht nachweisen. Beim erwachsenen Tier schien uns die Ohrkapsel ebenfalls ohne jede knöcherne Verbindung zur Basis. Vergleichen wir damit die Verhältnisse bei Dasypus und Manis, so zeigt Dasypus eine weitgehende Erhaltung der Kommissuren zur Basis und zum Ali-sphenoid (Comm. alicochlearis) zusammen mit einer gut ausgebildeten knorpelig praeformierten Schädelseitenwand in der breiten Comm. parieto-orbitalis. Bei Manis dagegen fehlt eine echte alicochleare Kommissur, jedoch findet sich am vorderen Ende der Ohrkapsel ein Proc. alicochlearis, der als Relikt der echten alicochlearen Kommissur anzusehen ist. Die Lam. parietalis findet sich nur in Form dreier Restknorpel, dementsprechend wird eine parieto-orbitale Kommissur nicht ausgebildet. Hier könnte jedoch eine endgültige Klärung erst nach Untersuchung

jüngerer Exemplare erfolgen, worauf auch Starck wiederholt hingewiesen hat.

Die bei Manis gefundene Isolierung der Ohrkapsel durch Reduktion der Comm. basi-caps. ant., wodurch die Fiss. basi-caps. mit dem For. caroticum zusammengeflossen ist, während die occipito-caps. und hintere basi-caps. Kommissur noch erhalten sind, stellt genau eine Zwischenstufe zwischen *Bradypus* und *Dasypus* dar. Jedoch ist auch bei Manis im erwachsenen Zustand eine weitgehende Isolierung der Ohrkapsel zu finden.

Es ist schwer die mannigfachen Befunde, die im Rahmen der Untersuchungen embryonaler Schädel über die Beziehungen der Ohrkapsel zur Schädelbasis erhoben wurden, miteinander zu vergleichen, da die Altersunterschiede hierbei eine außerordentlich große Rolle spielen und nur sehr wenige geschlossene Untersuchungsreihen an eng seriertem Material gerade bei den Säugern vorliegen. Unter diesem Vorbehalt scheint eine weitgehende oder völlige Isolierung der Ohrkapsel als tertiärer Zustand (primär isoliert, sekundär durch Kommissuren mit der Umgebung verbunden, dann wieder isoliert) zunächst nur bei den Wasserträgern vorzukommen, wo er als spezielle Anpassung an die besondere Lebensweise gedeutet wird. Außerdem finden wir eine weitgehend isolierte Ohrkapsel bei *Manis* und einigen Fledermäusen (*Miniopterus* und *Myotis*) die jedoch eine alicochleare Kommissur besitzen. In diesem Zusammenhang sei kurz die Ansicht von Gaupp erwähnt, der primär einen engen Zusammenhang zwischen Ohrkapsel und Basalplatte annimmt, da sich die Ohrkapsel, insbesondere die Pars cochlearis in das Bildungsgebiet der Basalplatte hinein entwickelt. Im Gegensatz dazu vertritt Noordenbos die Meinung, daß die Ohrkapsel primär ein eigenes isoliertes Blastem aufweise, daß später mit der Basalplatte sekundär verschmelzen kann. Starck weist auf die Ergebnisse der experimentellen Embryologie hin, die uns lehren, daß die Ohrkapsel durch Induktion des Labyrinthepithels selbst gebildet werden kann. Es ist nun hauptsächlich eine Frage der Stärke und zeitlichen Wirksamkeit des Induktionsprozesses, ob nicht auch Mesenchym, das zur Bildung der Basalplatte bestimmt war, sich jetzt an dem Aufbau der Ohrkapsel beteiligt. In solchen Fällen wäre ein Zusammenhang der Ohrkapsel mit der Basalplatte im Sinne Gaupps zu erwarten. Abschließend sei noch kurz das Verhältnis der Ohrkapsel zur Schädelbasis betrachtet.

Auf Volumenvergleiche der Ohrkapsel mit anderen Arten möchte ich wegen der großen Unsicherheit der Meßverfahren verzichten (Lindahl, 1948). Mit zunehmender Entwicklung werden die Ohrkapseln nach außen umgelegt, so daß die Schädelseitenwand jetzt hauptsächlich von Deckknochen begrenzt wird, während die Ohrkapseln an der Bildung der Schädelbasis beteiligt sind. Gleichzeitig verbreitert sich der vordere intercapsuläre Abschnitt der Basis (Clivus). Bei den jüngsten Stadien war der Raum zwischen den Ohrkapseln insbesondere deren cochlearen Abschnitten außerordentlich schmal und eng gewesen und im wesentlichen von Bindegewebe ausgefüllt. Mit zunehmender Verbreiterung senkt sich das Gehirn basalwärts, um bei den älteren Exemplaren der Basis aufzuliegen (Abb. 41).

Regio orbitotemporalis

Restknorpel, wie sie in dieser Region wie auch in dem Gebiet der Ohrkapsel recht häufig gefunden werden (Matthes), konnten von uns nicht beobachtet werden und sind auch von de Burlet nicht abgebildet worden. Aufmerksamkeit verdient der Formwandel der Basis im Laufe der Entwicklung selbst (Abb. 41). So zeigt die Basalplatte bei den jüngsten Exemplaren eine tiefe schalenförmige Krümmung, die sich mit zunehmender Entwicklung verringert, aber auch noch bei den ältesten von uns untersuchten Foeten angedeutet ist, um erst postnatal ganz zu verschwinden. Dieser Umformungsprozeß ist bekannt und eingehend von Kummer (1952) und Starck (1952) in der letzten Zeit analysiert worden. Mit zunehmender Streckung ist eine Aufrichtung der Lam. cribrosa vergesellschaftet, wie aus den drei abgebildeten Mediansagittalschnitten hervorgeht. Die bei Bradypus gefundene Abknickung der Nasenkapsel gegenüber der Schädelbasis bezeichnen wir mit Hofer als klinorhynch. Dieser Zustand wird gegen Ende der Entwicklung durch die Streckungsprozesse des gesamten Schädelns weitgehend ausgeglichen, jedoch findet er sich als Rest in der leichten Schweifung und Abwinke lung des Nasenbodens noch bei erwachsenen Exemplaren. Diese Verhältnisse scheinen für die Bradypodiden typisch zu sein, da wir die gleiche Situation bei Mylodon einem fossilen Vertreter dieser Familie schon finden.

An der Basalplatte findet sich eine Crista transversa im Grenzgebiet zwischen Basioccipitale und Basisphenoid. Dicht davor

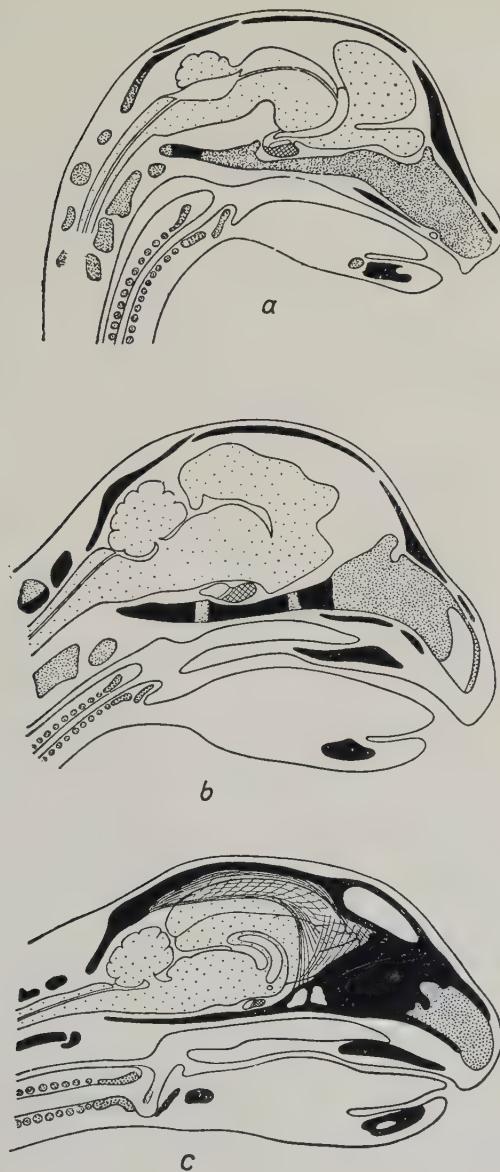


Abb. 41a—c. a Exemplar C (nach den Sagittalschnitten der Serie rekonstruiert). b Exemplar F (nach den Sagittalschnitten der Serie rekonstruiert). c Erwachsenes Exemplar mediansagittaldurchschnitten, die Faserung der Faix cerebri nach der Färbung derselben in van Gieson's Gemisch eingeschrieben. Anfärbung des ganzen Präparates mit Methylgrün 0,1%. Knorpel eng punktiert, Knochen schwarz, Gehirn und Rückenmark weit punktiert. Beachte die großen Sinus frontalis und sphenoidalis bei dem erwachsenen Exemplar

entwickelt sich ein zapfenförmiges Dorsum sellae wie es Terry (1917) für die Katze beschrieben hat. Auch bei schon völlig verknöcherter Basis ist dieser Zapfen noch rein knorplig. Die Bezeichnung Dorsum sellae kommt diesem Knorpel mit Recht zu, obwohl eine Hypophysengrube nicht vorhanden ist, sondern die Hypophyse der planen Schädelbasis aufliegt. Bei einem median durchschnittenen Schädel konnten wir diesen Knorpel oder einen entsprechenden Knochenfortsatz nicht finden. Auch an einem mazerierten Schädel eines erwachsenen Tieres ließen sich keine Reste des embryonalen Dorsum sellae nachweisen, so daß wir annehmen, daß spät-foetal oder mit größerer Wahrscheinlichkeit erst postnatal das nicht verknöcherte, knorplige Dorsum sellae resorbiert wird. Ein offener Canalis pharyngaeus findet sich nur bei dem von de Burlet abgebildeten 17,5 mm Stadium und ist als kleine flache, jedoch zum Cavum oris schon knorplig verschlossene Grube bei dem von uns untersuchten 32 mm langen Exemplar (Stadium A) noch nachweisbar. Bei Dasypus finden wir eine nach hinten scharfkantig begrenzte, nach vorn flach auslaufende Fossa hypophyseos, können jedoch kein ausgesprochenes Dorsum sellae sehen. Manis zeigt weder Hypophysengrube noch Dorsum sellae, aber einen lange persistierenden Canalis hypophyseos. Starck deutet dieses Verhalten mit Recht als primitiv und weist auf die gleichen bei den Monotremen, Marsupialiern, Erinaceus, Sorex, Centetes und einigen Cetaceen vor kommenden Verhältnisse hin.

Die *Ala temporalis* setzt sich bei dem jüngsten bis jetzt untersuchten Embryo von Bradypus von 17,5 mm (de Burlet) (Abb. 39 a), schon kontinuierlich in die Trabekelplatte fort, jedoch ist anzunehmen, daß auch sie, wie es Fawcett für Dasypus gezeigt hat, primär als isoliertes Knorpelzentrum entsteht und dann mit dem zur Basis zu rechnenden, bei Bradypus horizontal gestellten Proc. alaris verschmilzt. Ein For. alispheinoideum als Rest der ehemals getrennten Abschnitte ist bei Bradypus nicht vorhanden. Fast im rechten Winkel setzt sich die Ala temporalis in Richtung auf das Cavum cranii fort, um dann ebenfalls rechtwinklig in einen horizontalen rundlichen Abschnitt umzubiegen, der zentral vom N. V₂ durchbohrt wird, also ein For. rotundum aufweist. Wenn die ersten Verknöcherungsprozesse (Stadium D) in der Ala temporalis und zwar im lateralen Bereich ablaufen, wird der mit der Trabekelplatte verbindende Knorpel

vorzeitig aufgelöst, so daß es zu einer temporären sekundären Trennung der Ala temporalis bzw. des Alisphenoids kommt. Einen Proc. pterygoideus können wir mit Sicherheit nicht feststellen, jedoch findet sich bei den jüngsten Exemplaren (Stadium A) in der Verschmelzungszone der Ala temp. mit dem Proc. alaris ein kleiner rundlicher nach caudal schauender sehr kurzer Knorpelvorsprung, der jedoch später nicht mehr nachweisbar ist. Vielleicht ist in ihm ein Rudiment des Proc. pterygoideus zu sehen, das allerdings sehr bald bei weiterer Entwicklung wieder verschwindet. Die Verhältnisse erinnern in gewisser Hinsicht an *Dasypus*, bei dem Reinbach mit Sicherheit auch keinen Proc. pterygoideus finden konnte, wie auch bei beiden die Ala temp. sehr früh verknöchert und zwar wahrscheinlich aus einem einzigen Ossifikationszentrum heraus. Eine alicochleare Kommissur besteht nicht. Der vor dem oralen Ohrkapselpol gelegene, relativ große Spaltraum dient im lateralen Abschnitt dem N. V₃ als Durchtritt, während medial davon die A. carotis in das Schädelinnere zieht. Eine Incisura ovalis entsteht erst sehr spät nach völliger Verknöcherung des Alisphenoids dadurch, daß das breite For. caroticum (besser als Fissura spheno-capsularis bezeichnet) durch Zuwachsknochen vom hinteren Ende des Alisphenoids und sehr wahrscheinlich auch von dem stark verbreiterten Basiscapsulae eingeeengt wird (Abb. 22). Auf die besonderen Verhältnisse des Verlaufes der A. carotis werde ich später noch zu sprechen kommen. Die Ala orbitalis ist mittels Kommissuren mit der Lamina parietalis und der Nasenkapsel verbunden. *Manis* und *Dasypus* zeigen ebenfalls eine Comm. spheno-ethmoidalis, während die Comm. parieto-orbitalis bei *Manis* fehlt. Bei dem von de Burlet untersuchten Stadium ist die Ala orbitalis mit der Trabekelplatte durch die kräftige Radix praee- und postoptica verbunden, welche das Foramen opticum umfassen. Ein For. epiopticum als Gefäßdurchtrittsstelle wie es für *Dasypus* beschrieben wurde, findet sich bei *Bradypus* nicht. Die Radix postopt. ist bei allen von uns untersuchten Embryonen nicht mit der Trabekelplatte verbunden. Wir nehmen an, daß es sekundär zu einer Isolierung dieses Knorpels gekommen ist. Aus Gründen der Einheitlichkeit und wegen der typischen Lage des N. opt. wollen wir aber für den nur mit der Basis der Ala orbitalis verbundenen unter dem N. opt. gelegenen Zapfen die Bezeichnung Radix postoptica beibehalten. Es existiert also wäh-

rend des größten Teiles der Embryonalzeit kein eigentliches For. opt., sondern dieses steht mit der zwischen Ala orbitalis und temporalis gelegenen Fissura orbitalis cerebralis in Verbindung und ist folgerichtig als Incisura optica zu bezeichnen. Mit zunehmender Entwicklung wächst die Rad. postopt. auf die Trabekelplatte zu, scheint aber erst sehr spät, wenn nicht erst postnatal mit dieser zu verschmelzen. Diese Verhältnisse, vorausgesetzt, daß das von de Burlet abgebildete Modell in dieser Hinsicht den Tatsachen entspricht — es fehlt jede Beschreibung dieses Stadiums — sind bis jetzt m. W. noch nicht beobachtet worden. Eine Incisura opt. findet sich dagegen als Dauerzustand bei Microtus, Miniopterus, Galaeopithecus und den Zahnwalen. Es fehlt hier entweder von vornherein eine Radix postoptica, oder sie wird während der Entwicklung zurückgebildet, wie es Honigmann und de Burlet für letztere beschrieben haben. Eine Radix postopt. und eine Incisura opt. für den gesonderten Durchtritt des N. II. fehlt den Marsupialiern. Dieser Zustand ist als primitiv zu bezeichnen, und so sieht Fawcett mit Recht in der Ausbildung einer Incisura opt. eine Zwischenstufe zu dem bei den höheren Placentaliern anzutreffenden For. opticum, wie wir es auch bei Manis und Dasypus finden.

Wir sehen bei Bradypus außerdem im Bereich der Durchtrittsstelle des N. opticus einen hakenförmig von medial unter den N. II. greifenden Knorpel, der von der Radix praeoptica und auch von der Trabekelplatte entspringt und frei endet. Wir haben ihn, um alle Fragen der Homologie offen zu lassen, als Proc. subopticus bezeichnet. Um eine Ala hypochiasmatica kann es sich hierbei wohl nicht gut handeln, da diese gewöhnlich den Mm. recti zum Ursprung dient. Reinbach beschreibt bei seinem jüngeren Exemplar einen gleichen Fortsatz, während ein solcher bei dem älteren Foeten fehlt, während eine Ala hypochiasmatica in typischer Weise ausgebildet ist. Reinbach nimmt Zusammenhänge zwischen den beiden so verschiedenen Bildern an, enthält sich jedoch jeglicher Deutung, da die dabei ablaufenden Veränderungen nicht durch Zwischenstadien belegt sind. Ich glaube, den bei Bradypus gefundenen Proc. subopticus anders deuten zu können: Bei der Betrachtung des Modells von de Burlet (Abb. 39a) zeigt die mit der Trabekelplatte verbundene stark geschwungene Radix postoptica unter dem N. II. eine tiefe Einsenkung, um nach medial wieder anzusteigen und

sich mit der Trabekelplatte zu verbinden. Im Laufe der Entwicklung wird dieser unter dem Sehnerven gelegene Abschnitt resorbiert, wie wir es bei Exemplar A finden (Abb. 1). Der mediale kontinuierlich mit der Trabekelplatte zusammenhängende Rest der Radix postopt. wäre dann dem Proc. subopt. identisch, mit dem er in dessen Wurzelgebiet an der Trabekelplatte zusammenhängt. Bei älteren Embryonen (Stadium D, Abb. 3, 4, 19) finden wir jedoch den Proc. subopticus als Knorpelspange das Wurzelgebiet der Radix praeopt. mit der verbreiterten Trabekelplatte verbindend, so daß medial des Foramen bzw. der Incisura N. II. für kurze Zeit eine Öffnung abgegrenzt wird, die jedoch bei weiterer Entfaltung der Trabekelplatte verschwindet, d. h. die Verbindung des Proc. subopticus mit der Trabekelplatte kommt sekundär durch Auswachsen derselben in lateraler Richtung zu stande, was zwangsläufig zum späteren Verschluß der Öffnung und der Aufnahme des Proc. subopticus also einem Rest der ehemaligen Radix postopt. in das Basisphenoid führt (die Verhältnisse sind in Abb. 42 a—d schematisch wiedergegeben).

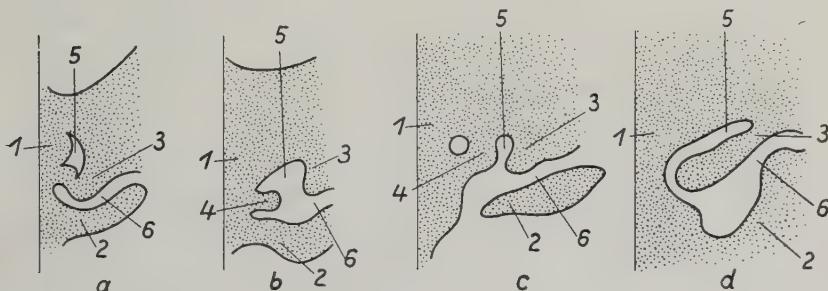


Abb. 42. Schematische Darstellung der Veränderungen in der Regio orbitotemporalis am Ansatz der Radix postoptica

a Zustand bei dem von de Burlet abgebildeten Modell; b Stadium A; c Stadium D; d Stadium E;
1 = Trabekelplatte bzw. Basisphenoid; 2 = Ala temporalis bzw. Alisphenoid; 3 = Radix postoptica; 4 = Proc. subopticus; 5 = For. opticum bzw. Incisura optica; 6 = Fiss. orbitalis cerebralis

Von der Ala orbitalis können knorpelige Fortsätze entspringen, die entweder frei enden oder meist mit der Nasenkapsel in Verbindung stehen. Die Bezeichnungen gehen hierfür etwas auseinander, wie auch die Homologiefrage dafür noch nicht endgültig geklärt ist. Insbesondere ist dieses Problem durch die Untersuchungen von Reinbach wieder aufgegriffen worden, der bei *Dasypus* eine von der Radix praeoptica zum Sept. nasi ziehende Knorpelspange fand, die er dem Planum supraseptale der Reptilien

homolog setzte und demzufolge genauso benannte. Er prüft häufig beschriebene ähnliche Verhältnisse am Säugerschädel und stellt fest, daß das Planum supraseptale relativ weit verbreitet ist. Es ist nach Reinbach u. a. mit der von Frets (1912/1914) bei Chrysotrix beschriebenen *Comm. supracribrosa* identisch. Bei *Felis*, *Leptomychotes* und *Xerus* steht die Knorpelspange nicht mit dem Septum nasi, sondern mit dem hinteren Abschnitt der Cup. post. in Verbindung. Bei *Mustela*, *Philander* und *Trichechys* (zit. nach Reinbach) endet eine von der Radix praopticæ entspringende Knorpelspange frei über der hinteren Nasenkuppel, ohne das Septum zu erreichen. Bei *Erinaceus*, *Sorex*, *Talpa*, *Tupaja* u. a. finden wir einen von der Radix praopticæ ausgehenden, in oraler Richtung verlaufenden Knorpel, der die Nase jedoch nicht mehr erreicht. Die von Starck (1941) bei *Manis* gefundene frei endende *Ala minima* ist wohl auch als Planum supraseptale bzw. als Rest eines solchen zu deuten. Bei *Bradypus* zieht von der Radix praopticæ zur Cup. nasi post. eine kräftige Knorpelspange, um dort zu verwachsen (Stadium D, Abb. 19). Im späteren Laufe der Entwicklung wird das Planum supraseptale dann resorbiert und das zwischen der Radix praopticæ und Planum gelegene For. supraseptale der Fiss. orbito-nasalis zugeschlagen. Reinbach hält den Zustand wie er ihn bei *Dasyurus* findet und wie er für *Chrysotrix* von Frets beschrieben wurde für primitiv, da er den Verhältnissen bei Reptilien am nächsten kommt. Es ist eine Weiterentwicklung in der Anlagerung des Planum supraseptale an der hinteren Nasenkuppel zu sehen, die sich folgerichtig fortgesetzt in den Fällen findet, bei denen das mehr oder weniger kleine Planum supraseptale frei endet mit dem Ziel, daß bei weitergehender Evolution das Planum suprasept. völlig verlorengeht. Entsprechend der unterschiedlichen Deutung der Fortsätze der Trabekelplatte, die sich auf Grund der Überlegungen Reinbachs größtenteils auf ein Planum suprasept. zurückführen lassen, herrscht Uneinheitlichkeit in der Bezeichnung der Öffnungen in derselben bzw. der medial oder unter dem Planum supraseptale gelegenen Spalten. Folgerichtig wird die zwischen Trabekelplatte und Hinterrand des Planum suprasept. gelegene Öffnung als For. supraseptale zu bezeichnen sein, dem das For. infracribrosum und praechiasmaticum, sofern diese Öffnungen durch das Vorhandensein eines Planum suprasept. gebildet werden, identisch sind. Dagegen hat

ein For. praechiasmaticum, wie es Roux bei *Chrysochloris* beschreibt, mit den oben genannten Öffnungen nichts zu tun. Eine Neuordnung und Überprüfung der Terminologie dieses Abschnittes wäre auf Grund der neuen Homologieverhältnisse dringend erforderlich. *Bradypus* stellt für die Entwicklung oder besser die Reduktion des von den Reptilien übernommenen Planum spurasept. eine schöne Zwischenstufe zwischen dem bei *Dasypus* gefundenen primitiven Zustand eines bis zum Septum nasi reichenden Knorpels und dem frei endenden bei *Manis* von Starck als Ala minima bezeichneten Knorpel dar. Die Deutung des von Starck (1943) bei *Pteropus* als Ala minima beschriebenen Knorpels, an dem der M. obliqu. sup. ansetzt, ist nach den Untersuchungen von Reinbach (1952) nicht zutreffend. Vielmehr ist dieser Knorpel nach Reinbach in Übereinstimmung mit Starck als Cart. antorbitalis zu bezeichnen.

Bei *Bradypus* findet sich dicht der seitlichen unteren Wand der Cup. nasi post. ein Knorpel angelagert, der mit der Radix praaeoptica und dem Proc. subopticus in Verbindung steht, mit der Nasenseitenwand jedoch nur an einer schmalen Stelle verwachsen ist. Seiner Lage und den engen Beziehungen zum Palatinum nach handelt es sich dabei um eine Cart. antorbitalis. Reinbach sieht außerdem in dem konstanten Verhalten der Augenmuskeln zu diesem Knorpel ein wesentliches Charakteristikum desselben. Bei *Bradypus* (Stadium D, Abb. 3) nehmen jedoch die Augenmuskeln von seitlich oder weiter hinten gelegenen Abschnitten der Ala orbitalis ihren Ursprung, ohne die Cart. antorbitalis zu berühren. Dieser Befund soll nicht die Homologie des als Cart. antorbitalis beschriebenen Knorpels anzweifeln. Es ist vielmehr daran zu denken, daß die Cart. antorbitalis als Rest des Palatoquadratum bei den verschiedenen Säugern einer mehr oder weniger starken Reduktion unterworfen ist und daß bei *Bradypus* die hinteren Abschnitte, an denen der M. obliqu. sup. ansetzt, fehlen. In diesem Falle hätte der Muskel seinen primären Ursprungsort verloren und sich sekundär an dem rostralen Rand der Radix praaeoptica angeheftet. Es ist anderseits auch denkbar, daß sich der caudale Rest des Palatoquadratum, von dem der Muskel seinen Ursprung nahm, an die Radix praaeoptica angelagert hat und in sie einzbezogen wurde. Wichtig für die Homologisierung des Knorpellementes als Cartilago antorbitalis scheint uns dagegen seine Beziehung zum Palatinum zu sein, die auch bei *Bradypus* nach-

zuweisen ist. Bei *Dasyurus* finden sich zwei Anteorbitalknorpel, von denen nach Fawcett der hintere einen Fortsatz der Radix praecopt. darstellt, an dem der M. obliquus superior entspringt. Bei den von Reinbach untersuchten älteren Exemplaren sind jedoch die beiden Cart. antorbitales von der Ala orbitalis getrennt und stehen nur noch mit dem hinteren Teil der Nasenkuppel in bindegewebiger Verbindung. Reinbach weist in diesem Zusammenhang auf die Unstimmigkeiten in der Bezeichnung des Proc. maxillaris posterior hin, unter der sehr häufig eine echte Cart. antorbitalis sich verbirgt. Er gibt als einziges Charakteristikum für diesen seitlich der Nasenkapsel gelegenen Knorpel enge Beziehungen zum Maxillare an. Bei dem von de Burlet abgebildeten Modell (Abb. 39 c) findet sich ein Knorpelfortsatz an der unteren seitlichen Nasenwand, den de Burlet als Proc. maxillary bezeichnet. Auch wir finden bei Stadium A (Abb. 2, 23 a) einen solchen Knorpel an entsprechender Stelle, ohne daß hier enge Beziehungen zu dem noch sehr kleinen Maxillare bestünden. Bei Exemplar D ist noch ein Rest des Proc. maxillary posterior zu finden, der jetzt von dem sich an der Nasenunterseite nach hinten oben schiebenden Maxillare bedeckt wird und demnach mit Recht so bezeichnet wurde. Wir sind demnach der Ansicht, daß *Bradypus* eine Cart. antorbitalis aber außerdem einen wirklichen Proc. maxillary posterior besitzt. Der zweite weiter caudal gelegene Knorpel, der von de Burlet ebenfalls als Proc. maxillary bezeichnet wurde (Abb. 39 c), stellt unserer Meinung nach eine kleine Cart. antorbitalis dar.

Regio ethmoidalis

Die von Reinbach auf Grund seiner Untersuchungen an *Dasyurus* vorgenommene Umgruppierung der einzelnen Nasenabschnitte wurde von uns für *Bradypus* übernommen und ließ sich mit geringen Abweichungen zwanglos darauf anwenden, wie auch die schematische Darstellung der Ontogenese der Nasenknorpel für *Bradypus* gelten dürfte, jedoch wegen dem Fehlen von Frühstadien nicht nachgeprüft werden konnte. Die Einteilung der Nase in die einzelnen Bezirke des Binnenraumes wird bei der Betrachtung des „Ausgußmodells“ (Abb. 33) deutlich. Abweichend von *Dasyurus* findet sich das Sept. frontoturbinale, das Reinbach als Scheidewand zwischen Rec. frontalis und dem dahinter gelegenen Rec. frontoturbinalis beschreibt, nur angedeutet; trotzdem ist eine Abtrennung der beiden Räume leicht möglich, da

das Frontoturbinale I. bei *Bradypus* sehr groß ist und wegen seiner fast transversalen Stellung die Funktionen des Septum übernimmt. Dementsprechend steht der hinter dem Septum frontomaxillare gelegene Rec. frontalis mit seinem unteren Abschnitt mit dem vor dem Frontoturbinale I. gelegenen Raum breit in Verbindung, der als gemeinsamer Vorhof für beide Abschnitte (Rec. frontalis und Rec. frontoturbinalis) aufgefaßt werden kann. Die Lam. semicircularis stellt die Scheidewand zwischen Pars lateralis und posterior der Nase dar. Sie weist bei *Bradypus* insofern eine Besonderheit auf, als sie mit einem parallel zum Sept. nasi stehenden lamellenförmigen Fortsatz, der am Tectum nasi angeheftet ist, weit in die Pars anterior reicht. Es könnte umstritten sein, ob dieser Abschnitt der Lam. semicirc. als Nasoturbinale zu bezeichnen wäre, insbesondere weil *Dasyurus* und *Manis* beide ein solches gut ausgebildet besitzen. Trotzdem möchte ich diesen Abschnitt nicht einem Nasoturbinale gleichsetzen, da für dieses immer enge Verbindungen zum Paries nasi angegeben werden (Sturm, Matthes u. a.), die aber bei *Bradypus* fehlen. Auffallend ist außerdem der verhältnismäßig vollständige Nasenboden, der hauptsächlich durch die die Lam. transv. post. und ant. verbindenden massiven Paraseptalknorpel gebildet wird. Einen durchlaufenden Paraseptalknorpel finden wir außerdem noch bei *Trichosurus* (Broom) und *Dasyurus* (Cord), so daß dieses Verhalten als primitiv bezeichnet werden kann. Für kurze Zeit sehen wir einen ähnlichen Zustand bei der Katze (Zuckerkanal), jedoch fehlt hier die Verbindung zur Lam. transv. ant. *Erinaceus*, *Cava* und *Lepus* zeigen intermediär ebenfalls einen vollständigen Paraseptalknorpel, jedoch besitzen alle diese Formen ein gut ausgebildetes Jakobson'sches Organ, das bei *Bradypus* zwar angelegt, aber bald rückgebildet wird. Bei *Dasyurus* dagegen beschreibt Reinbach zwei Paraseptalknorpelanteile, die voneinander getrennt sind, während bei *Manis* nur der vordere gut entwickelt ist, der hintere Paraseptalknorpel dagegen nur als kurzer Fortsatz der Lam. transv. post. ausgebildet ist und so das Solum nasi recht unvollständig bleibt. Allen drei gemeinsam ist jedoch die nach vorn durch Lam. transv. ant. bzw. Proc. lat. ventr. völlig abgeschlossene Fen. basalis. Eine Fen. internasalis findet sich bei den älteren Stadien (Abb. 23 c) im vorderen Bereich in ähnlicher Weise, wie sie Stark für *Manis* beschrieben hat. Ein Jacobson'sches Organ fehlt allen älteren Stadien von *Bradypus*, dementsprechend

vermissen wir alle am Nasenboden mit der Entwicklung dieses Organes zusammenhängenden Formbesonderheiten, insbesondere die von B r o o m beschriebene „outer bar“ oder röhrenförmig umgestaltete Paraseptalknorpel, welche jedoch in ihrer Entwicklung nicht vom Jacobsonschen Organ abhängen (M a t t h e s).

Zusammenfassend ist eine relativ große Ähnlichkeit des Nasenskelettes zu Manis und Dasypus festzustellen und auch für Bradypus gilt, daß der Aufbau der Nasenkapsel die für Säuger typischen Kennzeichen in großem Maße aufweist.

Wesentlich abweichend sind die Verhältnisse der Nasendrüsen von den von B r o m a n (1921) erhobenen Befunden. Es ist hier insbesondere die den hinteren Teil des Rec. maxillaris erfüllende Gld. nasalis lateralis I. (Steno'sche Nasendrüse). B r o m a n glaubt auf Grund seiner ausführlichen Untersuchungen an Nagern diese Drüse für die phylogenetisch älteste halten zu dürfen und setzt sie der gleichnamigen Drüse der Sauropsiden und Amphibien homolog. P e t e r hält diese Homologie für nicht berechtigt, da die Gld. nas. lat. im Bereich des Sinnesepithels entstehe, während die entsprechende Drüse der Nonmammalia im Bereich des Vestibulum gebildet wird. B r o m a n entkräftet den Einwand P e t e r s durch seinen Befund, daß die Gld. nas. lat. im oberen vorderen Teil der Pars respiratoria entsteht. R e i n b a c h bestätigt diese Beobachtung durch seine Untersuchungen an Dasypus und Zaedyus. Entsprechend ihrer Entwicklung stehen die am hinteren Ende des Rec. maxill. gelegenen Drüsen mit einem langen für sie typischen Ausführgang mit dem Vestibulum nasi in Verbindung, wie es R e i n b a c h für Dasypus und Zaedyus und B r o m a n für die von ihm untersuchten Nager beschreibt. Außer dieser Drüse finden sich in dem oberen hinteren Ende des Rec. maxill. noch kleinere Drüsen, die an Ort und Stelle ausmünden und von B r o m a n als Gld. sinus maxill. bezeichnet wurden.

Bei Bradypus findet sich eine große den hinteren Teil des Rec. maxill. von lateral und oben umfassende Gld. nas. lat., die jedoch — und das ist wesentlich — keinen längeren Ausführgang wie oben beschrieben besitzt, sondern mittels mehrerer kurzer Gänge in den hinteren Abschnitt des Rec. maxill. ausmündet, demnach aus diesem Gebiet durch Ausstülpung entstanden ist (Abb. 29, 30, 33), wie es auch bei den jüngeren von uns untersuchten Exemplaren am Präparat gesehen werden kann. Es erhebt sich nun die Frage, ob die von uns bei Bradypus als Gld. nas. lat. bezeichnete

Drüsen, nicht den von Bro man beschriebenen Drüsen des Sinus maxill. entsprechen, die nach oral in die eigentliche Gld. nas. lat. übergehen. Wir halten es trotz des Fehlens eines einheitlichen großen Ausführganges für unwahrscheinlich, daß die bei *Bradypus* gefundene Drüse im Rec. maxill. einer Gld. sinus maxill. von Bro man entspricht, denn sie findet sich als erste Anlage der Drüsen der Nasenhöhle überhaupt, was auch Bro man immer wieder erwähnt, während die Gld. sinus maxill. erst später auftreten und muköse Endstücke zeigen, die Gld. nas. lat. jedoch eine rein seröse Drüse darstellt, wie wir auch unseren Präparaten entnehmen können.

Wir wollen mit dieser Feststellung nicht die histologische Feinstruktur eines Organes als wesentliche Stütze für seine Homologie heranziehen, sind also nicht in der Lage, die bei *Bradypus* gefundene Drüse der Gld. nas. lat. I. von Bro man homolog zu setzen, halten aber eine Homologie für möglich, zumal eine individuelle Variation durch das konstante Verhalten bei allen von uns untersuchten Exemplaren so gut wie ausgeschlossen ist. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß der Ausführgang, der bei *Bradypus* gefundenen Drüse in die Schleimhaut des Rec. maxill. aufgenommen und einnivelliert wurde und so dieser die Funktionen desselben mitübernommen hat, können diese Meinung jedoch vorerst nicht beweisen. Um ein endgültiges Urteil in vergleichender Hinsicht abgeben zu können, müßte noch wesentlich mehr Material insbesondere auch anderer Arten untersucht werden, was leider bis jetzt im Hinblick auf die Nasendrüsen nur sehr unvollständig geschehen ist.

Die Verhältnisse der übrigen Drüsen der Nase weisen dagegen keine wesentlichen Unterschiede zu den Ergebnissen von Bro man auf.

Die Morphologie des Visceralskeletts von *Bradypus* bringt uns wenig neue Gesichtspunkte, so daß aus räumlichen Gründen auf eine vergleichende Betrachtung verzichtet werden kann.

Deckknochen

Aus den interessanten Beobachtungen am deckknöchernen Schädel will ich nur einen wesentlichen Befund, der das Entotympanicum betrifft hier anführen. Das Entotympanicum wird allgemein insbesondere aber auch von van Kampen, van der Klaauw und Reinbach zum Visceralskelett gezählt. Reinbach schließt

sich weitgehend der Ansicht von van der Klaauw an, wenn er für die Entstehung des Entotympanicum die Herkunft aus dem Material des zweiten Visceralbogens annimmt. Auch Reinbach teilt das Entotympanicum in zwei Abschnitte — einen rostralen (besser dorsalen) und einen caudalen (besser ventralen) — auf. Er geht über die Theorie van der Klaauws hinaus, wenn er das dorsale Entotympanicum dem Tubenknorpel hinzurechnet oder zumindest für beide eine gemeinsame Entstehung aus dem gleichen Material annimmt. Aus diesem Grunde schlägt er auch für das dorsale Entotympanicum die Bezeichnung Tubotympanicum vor, während der caudale Abschnitt als Entotympanicum i. e. S. zu bezeichnen wäre. Wir bestätigen die Ansicht Reinbachs und van der Klaauws, daß das Entotympanicum erst sehr spät angelegt wird, jedoch gestalten die von uns bei Bradypus gefundenen Verhältnisse nicht ohne weiteres, das Material des zweiten Visceralbogens als Mutterboden für das Entotympanicum anzunehmen. Van der Klaauw stützt diese Ansicht durch den gelegentlich gefundenen frühen Zusammenhang zwischen Reichert'schem Knorpel und knorpligem Entotympanicum. Reinbach geht darüber hinaus und nimmt eine Entstehung aus dem zweiten Visceralbogen als wahrscheinlich an.

Bradypus hat stets auch im erwachsenen Zustand einen vollständigen zweiten Visceralbogen, d. h. das Zungenbein reicht mittels des Tympanohyale bis zum Petrosum. Das Entotympanicum tritt auch bei Bradypus erst sehr spät auf, aber ohne irgendwelche Beziehungen zum Hyoid, bzw. dem schon weitgehend verknöcherten Reichertschen Knorpel aufzuweisen und ohne daß eine knorpelige Vorstufe zu beobachten wäre. Das soll nicht heißen, daß bei einem echten ersatzknöchernen Entotympanicum, und das wäre es ja als Derivat des 2. Visceralbogens, nicht die knorpelige Vorstufe übersprungen werden könnte oder nur kurze Zeit nachzuweisen wäre. Vielmehr sind wir der Ansicht, daß bei der Persistenz, die der zweite Visceralbogen bei Bradypus aufweist, zu erwarten ist, daß auch irgendein Anhaltspunkt für eine Verbindung zum Entotympanicum gefunden werden könnte.

Es gelang uns an zwei relativ alten Foeten (Stadium E und F) (Abb. 38) den auffallend schnell ablaufenden Entwicklungsprozeß zu beobachten, der zu dem großen schon von van der Klaauw beschriebenen Entotympanicum führt. Es tritt bei Exemplar E als ein kleiner stabförmiger Knochen bilateral und unter der Schädel-

basis auf, lateral der A. carotis int. in Nähe ihres Eintrittes in das Cavum cranii. Eine knorpelige Vorstufe konnte nicht beobachtet werden. Ob es sich dabei um Deckknochen (Vermutung van Kampen) im üblichen Sinne oder nicht knorpelig praeformierten Zuwachsknochen handelt ist in diesem Zusammenhang nicht zu entscheiden. Bei Exemplar F hat sich die weiter vorn (s. S. 267) ausführlich beschriebene Rinne um die A. carotis int. gebildet und das Entotympanicum schon weitgehend seine endgültige Form erreicht. Es konnte dabei nirgends ein Zusammenhang zum zweiten Visceralbogen beobachtet werden, der doch bei dem vollständigen Hyoid, wie es gerade *Bradypus* aufweist, in irgendeiner Form zu erwarten wäre, wenn Zungenbein und Entotympanicum aus einer gemeinsamen Grundlage entstehen. Auch Zusammenhänge zu dem großen Tubenknorpel (Abb. 14, 15, 38) bestehen nicht, was wohl mit Sicherheit darauf schließen läßt, daß es sich bei *Bradypus* um ein sog. caudales Entotympanicum handelt.

Der bei *Bradypus* erhobene Befund kann noch keine endgültige Entscheidung in der Frage der Entstehung des Entotympanicum bringen, dazu müßte das Untersuchungsgut noch enger seriert sein und noch mehr ältere Stadien anderer Arten untersucht werden, denn sie sind es gerade, die uns Aufschluß über die Entwicklung dieses Knochens geben. Die von Reinhach und van der Klaauw vertretene Ansicht hat sicher volle Berechtigung für die Arten, bei denen eine Verbindung zum zweiten Visceralbogen nachgewiesen werden kann, aber für alle Fälle eine Entstehung aus dem 2. Visceralbogen anzunehmen, erscheint uns zunächst noch verfrüht. Ich möchte vielmehr der Ansicht zuneigen, daß die meist am erwachsenen Schädel gefundenen und als Entotympanicum bezeichneten Knochen, deren Entwicklung nur sehr lückenhaft bekannt ist, nicht einheitlicher Genese und damit nicht homolog sind. So stellt nach unserer Ansicht die Bezeichnung Entotympanicum einen Sammelbegriff dar, der zunächst für lagemäßig Gleches gewählt wurde, ohne die Entwicklung des so Bezeichneten zu kennen.

Das Auftreten der ersten Anlagen der Deckknochen bzw. der ersten Knochenkerne im Chondrocranium ist in untenstehender Tabelle angegeben (Tabelle 1). Wir sind uns darüber im klaren, daß für die genaue Untersuchung der Ossifikation nur eng serierte Material sichere Ergebnisse bieten kann, so ist es verständlich, daß über das Auftreten der Knochenkerne im Säuger-

Tabelle I. Übersicht über das erste Auftreten der Deckknochen und Ersatzknochenherde

Stad.	A	B	C	D	E	F
Interparietale	0	0	+	(+)	+	+
Parietale	+	+	+	+	+	+
Frontale	+	+	+	+	+	+
Nasale	+	+	+	+	+	+
Praenasale	nicht angelegt					
Sqamosum	+	+	+	+	+	+
Palatinum	0	+	+	+	+	+
Maxillare	+	+	+	+	+	+
Praemaxillare	+	+	+	+	+	+
Proc. zyg. max.	0	+	+	+	+	+
Zygomaticum	+	+	+	+	+	+
Lacrimale	0	+	+	+	+	+
Nariale	nicht angelegt					
Vomer	+	+	+	+	+	+
Pterygoid	+	+	+	+	+	+
Tympanicum	0	+	+	+	+	+
Entotympanicum	0	0	0	0	+	+
Goniale	0	0	0	0	+	+
Dentale	+	+	+	+	+	+
Basioccipitale	0	+	+	+	+	+
Exoccipitale	0	+	+	+	+	+
Supraoccipitale	0	+	+	+	+	+
Basisphenoid	0	0	0	0	+	+
Ohrkapsel	0	0	0	0	+	+
Hyale	0	0	0	0	+	+
Alisphenoid	0	0	+	+	+	+
Orbitosphenoid	0	0	0	0	+	+
Lam. transv. post.	0	0	0	0	+	+
Ethmoturb. I.	0	0	0	0	+	+
Maxilloturb.	0	0	0	0	+	+
Lam. semicircularis	0	0	0	0	+	+
Sept. nasi	0	0	0	0	0	+

schädel nur sehr wenige Angaben vorliegen. Eine Übersicht über das zeitliche Auftreten der Knochen des Schädels finden wir bei Erdmann (1933, 1940) und bei Frick (1953) für *Myotis*. Vergleichen wir unsere Ergebnisse damit, so finden wir keine wesentlichen Abweichungen im zeitlichen Auftreten der Verknöcherungsherde. Typisch für *Bradypus* und abweichend von der üblichen Zeitfolge scheint die späte Anlage des rudimentären Goniale zu sein. Charakteristisch für *Dasypus* und *Bradypus* ist die frühe Verknöcherung in der Ala temporalis.

Zusammenfassung

Regio occipitalis

1. Eine Lam. alaris ist deutlich vorhanden, jedoch nicht mit der Ohrkapsel verwachsen.
2. In das Supraoccipitale wird ein für kurze Zeit isoliert nachweisbares unpaares Interparietale aufgenommen.
3. Die Atlanto-occipital- und Atlanto-epistrophealgelenke besitzen eigene getrennte Gelenkkapseln und -höhlen, pentacoele Typ von Gaupp. Die gleichen Verhältnisse wurden beim erwachsenen Tier von Gaupp schon nachgewiesen.

Regio otica

4. Das Oberflächenrelief der Ohrkapsel gibt ein gutes Abbild der Innenräume, insbesondere im canaliculären Teil.
5. Die Massa angularis wird durch eine große Fossa subarcuata, die nach der lateralen Seite der Ohrkapsel als For. subarcuatum durchbricht, reduziert. Ein Rec. angularis ist wegen der Größe der Fossa subarc. nur gering entwickelt. Bei älteren Stadien wurde ein im For. subarcuat. liegender isolierter Knochen gefunden, der vielleicht als Operculum zum Verschluß desselben gedeutet werden kann.
6. Es lassen sich drei For. acustica unterscheiden:
 - a) For. acust. sup. (Ram. amp. lat. und ant., Ram. utric. und sacc. minor);
 - b) For. acust. inf. (N. cochlearis und Ram. sacc. major);
 - c) For. singulare (Ram. amp. post.).
7. Das von der Ohrkapsel im Wurzelgebiet der Crista parotica entspringende Tegmen tympani ist nur sehr schwach entwickelt. Es zieht bei älteren Embryonen (Stad. E) als schmales Knochenband medial der Gehörknöchelchen am oberen lateralen Rand der Ohrkapsel bis zum vorderen Pol derselben, ohne mit ihr zu verwachsen. Es wird von den Gehörknöchelchen insbesondere vom Caput mallei überragt.
8. Das Septum metacochleare und die Crista intervestibularis sind gut ausgebildet.
9. Die fen. rotunda zunächst einheitlich, wird durch einen Proc. recessus unterteilt, der aus der Verschmelzung einer medialen und lateralen Anlage entsteht. In der Foetalzeit zieht medial

der Fen. rotunda durch einen besonderen kleinen Kanal eine Vene aus dem Innenohr. Die Membrana tymp. secundaria liegt auch bei Bradypus in einer tiefen Fossula fenestrae rot. Frick.

10. Schon früh wird die Ohrkapsel durch große Fissuren von den benachbarten Abschnitten des Craniums getrennt. Dieser Vorgang führt zur völligen Isolierung des Petrosum bei älteren Exemplaren.
11. Es existiert ein isolierter erst spät auftretender Tubenknorpel.
12. Ein Entotympanicum tritt ebenfalls erst sehr spät (Stad. E) ohne knorpelige Vorstufe auf. Beziehungen zum Tubenknorpel bestehen nicht. Die von Reinbach zuletzt vertretene Theorie der Entstehung des Entotympanicum aus dem Gewebe des 2. Visceralbogens kann für Bradypus nicht bestätigt werden.

Regio orbitotemporalis

13. Die Crista transversa ist vorhanden.
14. Die Ala temporalis entsteht im Zusammenhang mit der Trabekelplatte, wird aber zu Beginn der Verknöcherung durch vorzeitige Resorption des Knorpels zeitweise isoliert. Ein For. rotundum (N. V₂) ist von Anfang an vorhanden.
15. Eine alicochleare Kommissur fehlt.
16. An der Basis der Radix postopt. entspringt ein nach unten gerichteter Knorpelfortsatz, den wir wegen seiner Lage als Proc. subopt. bezeichnen. Er hat keine Beziehungen zum Ursprung der Augenmuskeln, die weiter lateral von einem kleinen Höcker der Ala orbitalis (Obliq. sup.) oder von der Wurzel der Radix praeopt. kommen. Es wird der Proc. subopt. auf einen Rest der Radix postopt. zurückgeführt, die bei jungen Stadien mit der Trabekelplatte in Verbindung steht.
17. Ein For. epiopticum fehlt.
18. Von der Radix praeopt. zieht eine kurze aber kräftige Knorpelspange zur Cupula post. Obwohl sie nicht direkt das Sept. nasi erreicht, wollen wir sie dem von Reinbach geschilderten Planum supraseptale homolog setzen. Ein For. suprasept. ist vorhanden. Das Planum suprasept. wird später resorbiert, was zur Verschmelzung des For. suprasept. mit der Fiss. orbito-nasalis führt.

19. Seitlich und unter der Cupula post. liegt eine mit der Radix praeopt. und dem Proc. subopt. verbundene Knorpellamelle, die wir wegen der engen Beziehungen zum Palatinum als Cart. antorbitalis bezeichnen. Es entspringen bei Bradypus keine Augenmuskeln von ihr.

Regio ethmoidalis

20. Die von Reinbach getroffene Gliederung der Nase trifft für Bradypus zu. Wir unterscheiden in der Pars post. den Rec. ethmoturbinalis und frontoturbinalis, während der Rec. frontalis und Rec. maxillaris zur Pars lateralis zu zählen sind. Die die Pars lateralis abgrenzende Lam. semicircularis zieht als senkrecht dem Sept. nasi parallel stehende Knorpellamelle bis in die Pars anterior.
21. Es sind fünf Ethmoturbinalia und vier Frontoturbinalia vorhanden, von denen Ethmoturb. I. und II. zwei Lamellen aufweisen.
22. Ein bei Frühstadien von der Lam. infraconchalis entspringender knorpiger Proc. maxill. (Modell de Burlet) wird später resorbiert.
23. Am vorderen Nasenabschnitt können wir mit Reinbach ein Atrio- und Marginoturbinale unterscheiden.
24. Ein Proc. alaris sup. ist gerade angedeutet.
25. Die Fen. nasi lat. bricht früh durch die bindegewebig verschlossene zunächst runde Aussparung im Knorpel der Nasenseitenwand durch.
26. Ein For. internasale (Fen. septalis) findet sich bei den älteren Exemplaren im vorderen Abschnitt des Sept. nasi.
27. Die Cart. paraseptales stellen für lange Zeit eine kontinuierliche Verbindung zwischen der Lam. transv. ant. und post. her, obgleich ein Jacobsonsches Organ fehlt, um schließlich mit dem Proc. lat. ventr. zu verschmelzen. Es wird so eine Zona annularis gebildet.
28. Es wurde im Rec. maxill. eine große Drüse gefunden, die lagemäßig der von Bromann beschriebenen Gld. nas. lat. I. (Stenosche Nasendrüse) entspricht. Es fehlt jedoch der bei Bradypus gefundenen Drüse ein langer Ausführgang, der für die Stenosche Drüse charakteristisch ist. Es wird die Möglichkeit dis-

kutiert, daß der Ausführgang der bei Bradypus beobachteten Drüse in das Lumen des Rec. maxill. aufgenommen und ein- nivelliert wurde.

Visceralskelett

29. Der außerordentlich große Hammer überragt die Ohrkapsel und das Tegmen tympani von lateral.
30. Der Reichertsche Knorpel bzw. seine Verknöcherung, das Hyale, stellt auch beim erwachsenen Tier eine kontinuierliche Verbindung zwischen Kehlkopf und Ohrkapsel dar.
31. Es besteht ein echtes Gelenk zwischen Tympano- und Stylohyale.

Deckknochen

32. Ein Interparietale ist für kurze Zeit nachweisbar.
33. Das Squamosum hat keinen Gelenkknorpel für den Unterkiefer.
34. Ein Os nariale Wegener (Os septomaxillare) fehlt bei Bradypus im Gegensatz zu Choloepus.
35. Das Praemaxillare ist entsprechend der Rückbildung der Schneidezähne recht klein.
36. Reste eines Goniale ließen sich bei einem älteren Exemplar (Stad. E) nachweisen.
37. Der Proc. zygomaticus squam. steht nicht mit dem Zygomaticum in Verbindung, das seinerseits mit dem Proc. zygomatic. max. verschmolzen ist. Dieser tritt bei jungen Exemplaren (Stad. D) zunächst als isolierter Knochen, der zentral einen großen Sekundärknorpel enthält, auf.

Schlußbetrachtung

Am Ende der Ausführungen möge zunächst ein Vergleich der wesentlichsten Merkmale zu Dasypus erfolgen:

In der Regio occipitalis finden sich keine wesentlichen Unterschiede. Beiden fehlt ein Proc. paracondyloideus. Eine Lam. alaris findet sich dagegen bei Bradypus, während sie bei Dasypus fehlt.

Gemeinsam ist Bradypus und Dasypus die Fossa subarcuata und der Rec. angularis. Die Auflockerung der Massa angularis führt bei Bradypus zum Durchbruch auf die laterale Seite der Ohrkapsel. Bei beiden fehlt jede Beziehung zum Flocculus cerebelli. Beide besitzen

eine Lam. parietalis, die bei Dasypus ausgedehnter als bei Bradypus ist, wie auch die von der Lam. parietalis ausgehenden Kommissuren bei Dasypus kräftiger entwickelt sind.

Wesentliche Unterschiede bestehen in der Ausbildung des Tegmen tympani, das bei Bradypus außerordentlich klein ist und an die primitiven Verhältnisse der Marsupialier erinnert. Dasypus dagegen hat ein großes Tegmen tympani, das aber wie bei Bradypus nicht mit der Ohrkapsel verwachsen ist. Eine Crista parotica ist bei beiden vorhanden. Crista intervestibularis Terry und Septum metacochleare sind bei beiden ebenfalls deutlich nachweisbar. Das Bestreben der Isolierung der Ohrkapsel ist bei Bradypus bis zum völligen Verlust aller Kommissuren bei älteren Stadien verwirklicht, während Dasypus auch bei älteren Exemplaren die Kommissuren weitgehend erhält. Eine Comm. alicochlearis ist bei Dasypus entwickelt, sie fehlt dagegen bei Bradypus ganz.

Eine Crista transversa ist bei Bradypus angedeutet, sie fehlt dagegen bei Dasypus, der auch kein Dorsum sellae besitzt, während Bradypus wenigstens in der Foetalzeit ein solches knorplig praeformiert aufweist. Gemeinsam ist beiden ein Planum supra-septale, das bei Bradypus jedoch nur die Cupula post. erreicht, während es bei Dasypus bis zum Sept. nasi zieht.

Eine Cart. antorbitalis ist auch bei Bradypus vorhanden. Es entspringen an ihr jedoch keine Augenmuskel wie bei Dasypus.

Ein For. rotundum N. V₂ ist von Anfang an bei Bradypus ausgebildet, während bei Dasypus ein solches fehlt, der aber wie Bradypus in späten Stadien ein For. ovale N. V₃ entwickelt.

Eine bei Dasypus vorhandene Ala hypochiasmatica fehlt bei Bradypus. Es ist jedoch fraglich, ob es sich bei dem als Ala hypochiasmatica bezeichneten Fortsatz des jungen Stadiums von Reinbach wirklich um einen solchen handelt, oder ob nicht ähnliche Wachstumsprozesse vorliegen, wie wir sie für die temporäre Ausbildung des Proc. subopticus bei Bradypus gefunden haben.

Wesentliche Unterschiede bestehen in der Beschaffenheit des Nasenbodens. Während Bradypus für lange Zeit einen die beiden Lam. transv. verbindenden einheitlichen Paraseptalknorpel bei völligem Fehlen eines Jacobson'schen Organs zeigt, besitzt Dasypus zwei getrennte Paraseptalknorpel, von denen der hintere erst spät mit der Lam. transv. post. verschmilzt, während der vordere Beziehungen zum Jacobson'schen Organ aufweist. Ein bei Brady-

pus entwickeltes kleines For. internasale im Sept. nasi fehlt *Dasy*pus. Die Fen. nasi lat. entsteht bei beiden als Durchbruch im knorpligen Paries nasi, bei *Bradypus* jedoch relativ früh, bei *Dasy*pus erst später. Die Zahl der Nasenmuscheln ist bei *Bradypus* geringer. Er zeigt 5 Ethmoturb. und 4 Frontoturbinalia gegen 8 Ethmoturb., 5 Frontoturb. und ein Nasoturbinale bei *Dasy*pus. Sonst bestehen keine wesentlichen Unterschiede insbesondere in der Ausbildung und Gliederung des Nasenbinnenraumes zwischen beiden. Auffällig ist bei der Betrachtung des Visceralskelettes die Persistenz des zweiten Visceralbogens bei *Bradypus*. Eine bei *Dasy*pus gefundene Cart. Paauw in der Sehne des M. stapedius fehlt.

Die Deckknochen zeigen ein wesentlich einheitlicheres Verhalten. Ein Os nariale (Os septomaxillare) fehlt *Bradypus*, während *Dasy*pus ein solches — wie auch *Choloepus* (W e g n e r) — besitzt. Ein Goniale tritt erst sehr spät und rudimentär bei *Bradypus* auf, während *Dasy*pus ein solches gut ausgebildet besitzt. Das bei *Bradypus* gefundene Entotympanicum geht nach unserer Meinung nicht auf den zweiten Visceralbogen zurück. Es handelt sich dabei um ein caudales Entotympanicum, da keine Beziehungen zum Tubenknorpel nachzuweisen sind.

Vergleichen wir beide Xenarthren mit *Manis*, so ergeben sich wesentliche Übereinstimmungen, insbesondere, wenn wir berücksichtigen, daß *Manis* in nur einem älteren Stadium bekannt ist.

Auch *Manis* hat einen bindegewebigen Rec. angularis, ohne jedoch eine größere Fossa subarcuata zu besitzen. Die bei *Manis* nur noch durch Restknorpel repräsentierte Lam. parietalis, dürfte bei jüngeren Stadien vollständiger sein. Das Tegmen tympani ist ähnlich wie bei *Bradypus* nur sehr klein, so daß die Gehörknöchelchen frei an der Seite des Chondrocraniums vorliegen. Die Isolierung der Ohrkapsel geht weiter als bei *Dasy*pus, erreicht jedoch nicht den für *Bradypus* charakteristischen Zustand des Fehlens jeder Kommissur. Die bei *Dasy*pus gefundene alicochleare Kommissur besteht bei *Manis* nicht mehr, jedoch ist an dem vorderen Ende der Ohrkapsel ein Knorpel von Starck beschrieben worden, der als Rest einer solchen anzusehen ist. Eine Crista transversa ist wie bei *Bradypus* vorhanden. Ein Dorsum sellae fehlt und findet sich nur bei *Bradypus*. Ein For. epiphaniale findet sich bei allen drei Arten. Auch bei *Manis* ist ein relativ vollständiger Nasenboden vorhanden, ohne daß jedoch ein einheitlich durchziehender

Paraseptalknorpel zu finden wäre. Mit Bradypus hat *Manis* eine Fenestra internasale und eine Fen. nasi lat. gemeinsam.

Auffallende Ähnlichkeit besteht zu den Marsupialiern für Bradypus und Dasypus durch das kleine Tegmen tympani, wie es für diese Formen charakteristisch ist. Eine weitgehend isolierte Ohrkapsel finden wir außer bei *Manis* bei einigen Fledermäusen und den Walen, an die besonders auch die Reduktion der Radix post-opt. erinnert, so daß der Canalis opt. zu einer mit der Fiss. orb. cerebralis zusammenhängenden Incisur wird, die später jedoch verschwindet, wenn die Radix postoptica wieder Anschluß an die Trabekelplatte bzw. das Basisphenoid gefunden hat. Die Verhältnisse der Nase, insbesondere die relativ vollständigen Ethmoturbinalia, erinnern an die Insektivoren, die ganz ähnliche Bilder zeigen.

Eindrucksvoll ist bei der Betrachtung der Entwicklung des Craniums von Bradypus die eigenartige Mischung von typischen Primitivmerkmalen mit deutlichen Zeichen einer progressiven Entwicklung, woraus sich auch die eigenartigen Verhältnisse der Ähnlichkeit des Schädels einmal zu ausgesprochenen Primitivformen wie den Marsupialiern und zum anderen zu weitgehend spezialisierten Arten wie den Fledermäusen oder den Walen erklärt.

Primitivmerkmale und Zeichen progressiver Entwicklung seien kurz tabellarisch gegenübergestellt:

Primitivmerkmale

For. epiphaniale, Proc. maxill. posterior, weitgehend vollständiger Nasenboden mit einheitlichem die Lam. transv. post. und ant. verbindendem Paraseptalknorpel. Relativ vollständige Ethmoturbinalia, Cart. antorbitalis. Relativ große Ohrkapsel, kleines Tegmen tympani, freies Vorliegen der Gehörknöchelchen an der Seitenwand des Craniums. Vollständiger Hyalbogen, Form des Kehlkopfes.

Progressivmerkmale

Ausbildung einer Fen. internasalis und nasi lat. Weite Ausdehnung der Nase nach caudal. Weitgehende Isolierung der Ohrkapsel von der Basalplatte und damit verbundener Verlust aller Kommissuren oder Reste derselben. (Fehlen einer alicochlearen Kommissur.) Ausbildung einer Lam. alaris. Getrennte Gelenkhöhlen

der Kopfgelenke. *Bradypus* zeigt nach Gaupp wie der Mensch den pentacoelen Typ. Zusammenfassend möchte ich sagen, daß trotz aller Abweichungen, die wohl hauptsächlich auf die außerordentliche Spezialisierung zurückzuführen ist, die die heute lebenden Vertreter der Xenarthra und der Pholidoten im Laufe einer langen Evolution durchgemacht haben, soweit wir von *Dasyurus* und *Bradypus* einerseits und *Manis* andererseits auf die ganze Ordnung schließen können, da die Genese des Craniums der Tubulidentaten und der Myrmecophagiden noch völlig unbekannt ist, den Xenarthra und Pholidoten soviel gemeinsam ist, um sie als entfernt verwandt zu bezeichnen. Sehr wahrscheinlich leiten sich die heute lebenden Formen von einer gemeinsamen Gruppe ab, die wahrscheinlich in ancestralen Insektivoren zu suchen ist.

Schrifttum

Es sind nur die wichtigsten Werke allgemeinen Inhaltes und die Arbeiten aufgezählt, die für unsere Untersuchungen von besonderer Bedeutung waren. Im übrigen verweise ich auf das sehr ausführliche Literaturverzeichnis bei Reinbach und Frick.

de Beer, G. R.: The development of the Vertebrate skull. Clarendon Press, Oxford 1937. — Broman, I.: Über die Entwicklung der konstanten größeren Nasenhöhlendrüsen der Nagetiere. Z. Anat. u. Entw.-gesch. **60** (1921). — de Burlet, H. M.: Über einen rudimentären Wirbelkörper an der Spitze des Dens epistrophei bei einem Embryo von *Bradypus cucull.* Morph. Jb. **45** (1913). — Ders.: Über durchbohrte Wirbelkörper fossiler und recenter Edentaten, zugleich ein Beitrag zur Entwicklung des Venensystems der Faultiere. Morph. Jb. **51** (1922). — Ders.: Modell eines 17,5 mm großen *Bradypus cucull.* Embryo. In: M. Weber: Die Säugetiere, 1927. — Frick, Hans: Über die Aufteilung des For. perilymphaticum in der Ontogenese der Säuger. Z. Anat. u. Entw.-gesch. **116** (1953). — Ders.: Die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Myotis Kaup.* G. Thieme, Stuttgart 1954. — Gaupp, E.: Über die Kopfgelenke der Säuger und des Menschen in morphologischer und funktioneller Bedeutung. Verh. anat. Ges. Würzbg. **1907**. — van der Klaauw, C. J.: Bau und Entwicklung der Gehörknöchelchen. Erg. Anat. u. Entw.-gesch. **25** (1924). — Ders.: Tschr ned. dierk. Ver. **18** (1922). — van Kampen, P. N.: Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. Morph. Jb. **34** (1905). — Kummer, B.: Untersuchungen über die Entstehung der Schädelbasisform bei Menschen und Primaten. Verh. Anat. Ges. Marburg **1952**. — Lindahl, P.: Über die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Procavia cap. Pall.* Acta zool. **39** (1948). — Matthes, E.: Neuere Arbeiten über das Primordialcranium der Säugetiere. Erg. Anat. u. Entw.-gesch. **23**

u. 24 (1921/23). — Parker, W. K.: Phil. Trans. Roy. Soc. London 176 (1886). — Reinbach, W.: Verh. Anat. Ges. 48 (1950). — Ders.: Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasyurus novemcinctus* Linné (*Tatusia novemc.* Lesson) I. u. II. Z. Morph. u. Anthropol. 44/45 (1952). — Stadtmüller, F.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch) Bd. IV, 1936. — Starck, D.: Über rudimentäre Zahnanlagen und einige weitere Besonderheiten der Mundhöhle bei *Manis jav.* Anat. Anz. 89 (1940). — Ders.: Zur Morphologie des Primordialcraniums von *Manis javanica* Desm. Morph. Jb. 86 (1941). — Ders.: Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Chiropterocraniums. Das Chondrocranium von *Pteropus semindus*. Z. Anat. u. Entw. gesch. 112 (1943). — Sturm, H.: Die Entwicklung des präcerebralen Nasenskeletts beim Schwein (*Sus scrofa*) und beim Rind (*Bos taurus*). Z. wiss. Zool. 149 (1937). --: Voit, M.: Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. Anat. H. 38 (1909). — Weber, M.: Die Säugetiere. Jena 1927. — Wegner, R. N.: Der Stützknochen, *Os nariale* in der Nasenhöhle bei den Gürteltieren, *Dasylopidae*, und seine homologen Gebilde bei Amphibien, Reptilien und Monotremen. Morph. Jb. 51 (1922).

Buchbesprechungen

„Histochemische Methoden.“ Eine Sammlung herausgegeben von Dr. Walter Lipp, Graz. Lieferung 1 (April 1954): 24 Seiten, geh. 6,—DM. Jährlich erscheinen 6 Lieferungen, der Jahresbezugspreis beträgt 30,— DM. Verlag R. Oldenbourg, München.

In dem gleichen Verlag wie die für jeden Histologen unentbehrliche mikroskopische Technik von Romeis und als Ergänzung nach der histochemischen Seite gedacht, lässt der Grazer Dozent für Histologie, W. Lipp, eine Sammlung histochemischer Methoden in je 6 Lieferungen pro Jahr erscheinen.

Sie enthalten zunächst neben neuen Verfahren auch ältere Methoden, bis alle in Verwendung stehenden histochemischen Nachweise Erwähnung gefunden haben. Von diesem Zeitpunkt ab soll das Sammelwerk durch Berichte neuer Methoden und Abänderung bestehender Verfahren auf dem laufenden gehalten werden. Die Sammlung gliedert sich in 3 Abteilungen:

1. Allgemeine Richtlinien bei Fixierung, Einbettung, Schnittherstellung und allgemeine Reagentien, wie z. B. Puffergemische usw.
2. Chemische Methoden: mikrochemischer Nachweis anorganischer Elemente, organischer Verbindungen und organischer Substanzen, wie z. B. Nucleoproteide, Enzyme, Pigmente usw.
3. Physikalische Methoden: Schnittveraschung, Fluoreszenzmikroskopie, Histospektroskopie usw.

Jede Lieferung umfaßt eine Reihe von einzelnen Blättern, die in einem Ordner übersichtlich abgelegt werden können und histochemische Verfahren nach folgenden Gesichtspunkten beschreiben:

- Natur des nachgewiesenen Stoffes,
- Prinzip des Nachweises,
- benötigte Chemikalien bzw. Apparaturen,
- Durchführung,
- Ergebnis,
- Spezifität und Empfindlichkeit (Einwände),
- Literatur.

In den beiden zur Besprechung vorliegenden ersten Lieferungen sind u. a. besprochen das Schiffische Reagens und Pufferlösung, der Nachweis von Kalium und Kohlehydraten, der Nachweis radioaktiver Stoffe durch Imprägnierung mit Silbersalzen.

Unweifelhaft wird diese Sammlung auch bei den Mitarbeitern und Lesern des Morphologischen Jahrbuches Interesse finden, denn auch für den vorwiegend morphologisch eingestellten Biologen wird die Histochemie, wie C. Zawisch in ihrem Vorwort für das Sammelwerk schreibt, immer mehr ein unentbehrliches Hilfsmittel werden, um „Einstblick in den Feinstbau der Einzelelemente von Zellen und Geweben zu gewinnen“.

Wir wünschen dem Herausgeber und dem Verlag einen vollen Erfolg ihrer Bestrebungen.

G. Hertwig

Ries-Gersch: Biologie der Zelle. (B. G. Teubner Verlagsgesellschaft, Leipzig 1953.) VIII. 552 S. mit 219 Abbildungen und 24 Tafeln. In Ganzleinen 24,40 DM.

Die Entdeckungen der letzten Jahrzehnte der Zellforschung haben im Bereiche der Ultramikroskopie, der Mikrophysik und Mikrochemie eine derartige Fülle neuer, meist nur mit Spezialmethoden anzugehender Aufgaben geschaffen, daß es im Unterricht gar nicht mehr möglich ist, alle einschlägigen Forschungsgebiete in gleicher Weise zu überschauen und zu berücksichtigen.

Das gute Buch, das in einfach gehaltener Darstellung die Verbindungen aufrecht erhält zwischen der Front der Forschung und der Ausbildungsetappe, in welcher nur noch die elementaren Voraussetzungen der Wissenschaft gelehrt werden können, wird daher immer mehr zu einem unentbehrlichen Hilfsmittel des Fortschrittes.

Die „Biologie der Zelle“, von Ries im Jahre 1943 geschrieben und von Gersch neu bearbeitet und herausgegeben, ist ein solches Buch. Beide Verfasser sind sich einig in der Überzeugung, daß eine Wissenschaft nur dann lebendig bleiben kann, wenn sie immer wieder gezwungen ist, um ihre Grundlagen, ihre Formen und um ihre Geltung zu ringen. Die Zellenlehre ist und bleibt die Grundlage der allgemeinen Biologie, zu der jede Erkenntnis in irgendeinem der hier behandelten Forschungsgebiete immer wieder zurückkehrt.

Im Vordergrund der Betrachtung steht die tierische Zelle. Ihre Struktur, ihr Werden und Vergehen, ihre Funktion und ihre Arbeitsrhythmen werden übersichtlich gegliedert in 10 Abschnitten des Buches eingehend besprochen.

Der größte Abschnitt handelt von der morphologischen Organisation der Zelle. In ihm werden auch die Vorgänge des Wachstums und der Zellvermehrung behandelt. Die Bildung der Keimzellen und die Vorgänge bei der Befruchtungs- und Entwicklungsanregung bilden mit einer Zusammenfassung über die Befruchtungstheorien den 2. und 3. Abschnitt des Buches, an die sich dann mit einem guten Überblick der Ergebnisse der Entwicklungsphysiologie sinngemäß der 4. Abschnitt vom Verhalten der Zellen während der Embryonalentwicklung anschließt.

Die Gewebezellen und ihre Aufgaben, die Lebenszyklen Alter und Tod und das Problem der entarteten Zellen (Tumorzellen) stellen den Inhalt des 5., 6. und 7. Abschnittes dar.

Das Kapitel über die geweblich organisierten Zellen erscheint vom morphologischen Standpunkt aus gesehen zu knapp gehalten, selbst im Hinblick auf den gestellten Rahmen, der natürlich eine eingehende Darstellung von Spezialgebieten unmöglich macht. Abgesehen von einer sehr eingehenden Besprechung der Physiologie der Kontraktionsvorgänge, bei denen aber ein Hinweis auf die neuen elektronenmikroskopischen Befunde Hasselbachs (1953) mit gezielter Extraktion der Muskelproteine vermißt wird, bringt dieser Abschnitt zu wenig, um von hier aus die Probleme der Biologie sichtbar werden zu lassen. So kann z. B. auch die Funktion der Nervenzellen heute nicht mehr richtig dargestellt werden, ohne auf die neuen Befunde von Paul Weiss über ihre Protoplasmaströmung einzugehen.

Es wäre zu wünschen, daß auch die Bedeutung der Gewebezüchtung, ihre Technik und das Verhalten der Zellen *in vitro* im 8. Abschnitt des Buches in einer neuen Auflage eine noch eingehendere Behandlung erfahren würden.

Der Organismus als Ganzes und das Prinzip seines zelligen Aufbaues bringt im 9. Abschnitt eine gut gegliederte Auseinandersetzung mit den Theorien „für und wider die Zellenlehre“.

Das Problem der kleinsten Lebenseinheiten, welche nicht zellulär konstruiert sind (Viren) zeigt nach Meinung des Verfassers, daß die zellige Organisation nicht der Beginn der organischen Entwicklung sein kann, sondern ein bereits sehr weit fortgeschrittenes Stadium darstellt.

Der Bau der Eiweißkörper, den wir heute im Protoplasma der Zelle finden, wird als Ergebnis einer allmählich entstandenen Organisation gewertet.

Nach der Auffassung Oparins, dessen Gedankengängen sich der Verfasser anschließt (Oparin: „Die Entstehung des Lebens auf der Erde“, Leipzig 1949) ist die Entstehung der Zellen im Verlauf dieses Prozesses, der äußerlich sichtbare Ausdruck einer ständigen Komplikation und Vervollkommenung der inneren physikalisch-chemischen Struktur unserer primären Kolloid-Gebilde.

Mit dieser Vorstellung ist aber die Frage nach der Entstehung des Lebens aus dem Bereich des Zufalls herausgelöst und nach Ansicht des Referenten zu einem transzendenten Problem geworden. Die Zelle als entwicklungsgeschichtliches und stammesgeschichtliches Element ruht gewissermaßen von vornherein im Plane der „Vervollkommnung“.

Unter dem Titel „Neue Wege und Aufgaben der Zellforschung“ werden schließlich im 10. und letzten Abschnitt die modernen Ergebnisse der Strukturforschung (Ultramikroskopie, Fluoreszenzmikroskopie, Isotopenforschung, makromolekulare Struktur des Protoplasmas usw.) zusammengefaßt, die nach Ansicht des Referenten sinngemäß ihren Platz an entsprechender Stelle schon innerhalb der vorhergehenden Kapitel einnehmen sollten.

Durch die Neubearbeitung des Buches ist wahrscheinlich die Einfügung dieses neuen Kapitels der einfacheren Weg gewesen, um die Einheit des Werkes durch eine solche Ergänzung nicht zu gefährden. Trotz aller Möglichkeit zur Kritik im einzelnen, die sich notwendigerweise aus dem weit gesteckten Ziel des Werkes ergibt, ist das Erscheinen dieses Buches aufrichtig zu begrüßen. — Der Überblick über die Erfolge und Probleme der modernen Zellforschung, den es dem Leser vermittelt, ist für Mediziner und Biologen, deren Arbeitsgebiete auf den grundlegenden Ergebnissen der Zellforschung beruhen, wichtiger als die genaue Analyse einzelner zellbiologischer Probleme. Wer sich über sie unterrichten will, der findet in einem ausführlichen Schrifttumsverzeichnis die entsprechenden Hinweise.

Das Buch ist bei geringem Preis sehr reichhaltig bebildert. Es verdient jede Empfehlung.

Prof. Dr. Goerttler.

*Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin
(Direktor: Prof. Dr. Ernst von Herrath)*

Entwicklung der Pulpamuskulatur der Schafmilz im Vergleich zur übrigen Organdifferenzierung

Von

Konrad Drebinger

Mit 8 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 30. Juni 1954)

Wie seit längerer Zeit bekannt ist (Neubert 1922; Hartmann 1930; Gosch 1931; von Herrath 1936; Röhlich 1940; Harting 1944; Tischendorf 1948) kommen in einer Reihe von Speicher milzen im Pulporetikulumgewebe langgestreckte verzweigte Zellen vor; sie unterscheiden sich durch Größe, Form und Färbbarkeit deutlich von den Retikulumzellen. Von allen Autoren, die sich in ihren Arbeiten mit diesen Zellen beschäftigt haben, werden sie als muskuläre, d. h. kontraktile Elemente angesprochen. Über ihren Bau und ihre Funktion herrscht jedoch keine Einstimmigkeit.

Der Bau dieser kurzweg als Pulpamuskelzellen bezeichneten Gebilde ist nicht den Muskelzellen, die im Organismus sonst vorkommen, gleichzusetzen. Ähnliche primitive muskuläre Gewebebestandteile wurden in der Säugetierreihe bisher nur im Endocard des Herzens (Benninghoff 1926) beschrieben.

In letzter Zeit untersuchte Tischendorf (1951) eingehend die Pulpamuskulatur der Milz. Entgegen dem gewohnten Bild glatter Muskelzellen, die als spindelförmige, langgestreckte und im Querschnitt annähernd runde Zellen zwischen zwei Festpunkten ausgespannt sind, bei geeigneter Färbung eine leicht nachweisbare fibrilläre Struktur im Protoplasma zeigen, finden sich hier mannigfach verzweigte Zellen. Man sieht alle Grade der Zellaufsplitterung von einer bloßen Aufgabelung der Enden langgestreckter Zellen bis zu kernhaltigen Gebilden, die nur aus Fortsätzen zu bestehen scheinen und kaum noch eine Längsorientierung erkennen lassen. Die Zellkerne, die erheblich größer sind als die des Retikulums, sind langgestreckte, schmale, seitlich meist abgeflachte

Gebilde. Das Chromatingerüst ist locker, der Kern erscheint von seiner Seitenansicht dunkel und ohne erkennbare Struktur, in der Flächenansicht ist er dagegen transparent, meist mit zwei Nukleolen.

Tischendorf fordert für die Diagnose Muskelzelle „den Nachweis spezifischer Zellorganellen, der Myofibrillen“. Ihm gelang es dann auch im Gegensatz zu anderen Autoren (Gosch 1931) mittels Silberimprägnation oder progressiver Eisenhämatoxylinbehandlung nach Heidenhain, in den Zellen überzeugend fibrilläre Strukturen darzustellen.

Hierbei ist jedoch einiges zu bedenken. Einmal kennen wir Zellen, die zweifellos schon den Muskelzellen zugerechnet werden müssen, d. h. Kontraktionen ausführen, und in ihrem Plasma kaum eine fibrilläre Struktur erkennen lassen. Ich denke hier an die Entwicklung der Herzmuskulatur (Levis 1919, zitiert nach Wassermann 1929).

Wiederum kann beim Vorhandensein von fibrillären Strukturen im Zellplasma nicht *a priori* von einer Muskelzelle gesprochen werden. Das Vorhandensein von Plasmafibrillen ist somit nur einer der morphologischen Merkmale, die uns berechtigen, diese großen, langgestreckten Zellen der Milzpulpa einiger Tiere als Muskelzellen anzusehen. Der Begriff Muskelzelle ist mit einem funktionellen Geschehen verbunden und nicht nur an eine morphologische Erscheinung geknüpft. Solange dieses funktionelle Geschehen, nämlich die Kontraktilität dieser Zellen als Reizbeantwortung, nicht beobachtet worden ist, ist die Diagnose Muskelzelle nicht als Absolutum zu stellen. Jedoch sprechen neben den von Tischendorf nachgewiesenen Myofibrillen weitere morphologische Bausteine, die Rückschlüsse auf die Funktion zulassen, dafür, die Zellgruppe den Muskelzellen zuzurechnen.

„Würde man aus der Milz vom Schaf die Nerven der Pulpa in allen ihren Formationen isoliert darstellen oder rekonstruieren, so würden die Netz- und Plexusmaschen der Nervengeflechte räumlich das gleiche Bild oder ein gleichgestaltetes Modell abgeben wie die Pulpamuskulatur“ (Harting 1952). Bei so reicher Nervenversorgung dieser Zellen ist eine nerval regulierbare Kontraktilität, die von den Erfordernissen des Milzkreislaufes bestimmt wird, sehr wahrscheinlich. Gosch (1931) beschreibt ein unterschiedliches Erscheinungsbild der Zellumgebung verschiedener Pulpamuskelzellen, hervorgerufen durch Kontraktion oder Erschlaffung dieser Zellen.

Die Kontraktion ist also für die Diagnose „Muskelzelle“ eine conditio sine qua non, jedoch ist die Kontraktilität wiederum nicht nur auf die Muskelzellen beschränkt. Die Kontraktionsfähigkeit ist eine Eigentümlichkeit, die wir überall bei den Protozoen und Metazoen beobachten können und keineswegs nur an eine besondere Zellart, eben die Muskelzellen, gebunden finden. Wie schon im vorigen Jahrhundert Kühne (1864) nachwies, ist auch

den Fibrocyten diese Eigenart nicht verlorengegangen, sondern auch sie sind fähig, sich nach Reizung zusammenzuziehen.

Damit sehen wir uns einer großen Schwierigkeit gegenüber. Wann ist man berechtigt, von einer Muskelzelle zu sprechen, und wann liegt noch eine Bindegewebszelle bzw. eine Übergangsform vor. Weder die äußere Gestalt, die sehr mannigfaltig sein kann (Wassermann 1926), noch der Nachweis „spezifischer Zellorganellen“ oder anderer morphologischer Bausteine, aber auch keine funktionellen Erscheinungen, geben uns absolut bindende Hinweise.

Wie überall in der Biologie sind wir auch hier nicht in der Lage, scharfe Grenzen zu ziehen. Da man sich jedoch zu einer Definition bekennen muß, möchte ich mich weitgehend den Gedankengängen Benninghoffs (1926) anschließen.

Benninghoff sieht den entscheidenden Faktor für die Bezeichnung Muskelzelle in der Beziehung zur Zellumgebung. Wenn die Kontraktion der Zelle mit einer Abkugelung und Loslösung von der Zellumgebung verbunden ist, die „Wirkungsmöglichkeit des Kontraktionsvorganges“ somit nur auf die Zelle allein beschränkt bleibt, wie dies bei Reizung von Fibrocyten beispielsweise der Fall ist, so ist das Kriterium einer Muskelzelle nicht erfüllt. Eine Amöbe wird z. B. von niemandem von vornherein als Muskelzelle angesprochen, obwohl sie kontraktile ist. Wird dagegen ein nachgiebiges Substrat, an das sich ein ausgestrecktes Füßchen einer Amöbe befestigt hat, durch deren Kontraktion bewegt, so wirkt, vom Substrat aus gesehen, die Amöbe wie eine Muskelzelle. Es kommt also nach Benninghoff „auf den festen Zusammenhang der sich kontrahierenden Zellen an“, sowohl untereinander als auch mit ihrer Zellumgebung. Nur so ist die Funktion einer Muskelzelle denkbar. Hier ist die Funktion durch die feste Verankerung der Pulpamuskulzellen im Milzretikulum möglich. Über die Verbindung der Zellen unter sich, die als ein zusammenhängendes Netzwerk imponieren, soll im Verlauf der Arbeit noch einiges gesagt werden. Die Kontraktilität dieser Zellen vorausgesetzt, müssen wir die Pulpamuskulzellen also funktionell-morphologisch als Muskelzellen ansprechen, unabhängig davon, ob in ihnen Fibrillen nachweisbar sind oder nicht.

Ein weiteres Kriterium für eine Muskelzelle wäre ihr funktioneller Einbau in das Gewebsganze.

Um dieses Argument zur Unterstützung der Diagnose „Muskelzelle“ heranziehen zu können, wäre eine klare Definition der Bedeutung solcher kontraktiler Zellen im Milzkreislauf erforderlich. Mehrere Autoren haben sich der Bearbeitung dieser Frage zugewandt. Man schloß aus dem morphologischen Einbau der Pulpamuskulzellen in das Organ auf die Stellung im Milzkreislauf. Da aber die Muskelzellen in den Milzen ausgewachsener Tiere, so besonders bei Schaf, Schwein und Rind sehr zahl-

reich vorkommen, praktisch in allen Teilen des Retikulums zu finden sind, und ihre jeweilige Beschaffenheit von der vorherigen Behandlung der Milz (Dehnungszustand, Fixation u. a.) beeinflußt wird, entstanden über ihre Funktion im Milzkreislauf gegenteilige Ansichten.

Ein Teil der Autoren (Röhlich, 1940 u. a.) sieht in ihnen nur vom Balken getrennt vorkommende muskuläre Elemente, die jedoch mit dem Balken synergistisch zusammenwirken, d. h. die Kontraktion des Organs bei der Speicherung der Erythrocytenreserven aus den Retikulummaschen und Venengebieten bewirken. Andere (von Herrath, 1935; Tischendorf, 1951) halten sie für feine Stellmechanismen, die in einem harmonischen Antagonistenspiel mit dem Kapsel-Trabekel-System bei der Speicherung und Entspeicherung der Milz tätig sind.

Aber nicht nur die Funktion ist Gegenstand der Diskussionen, sondern auch der Bau der Pulpamuskulatur; vor allem ihr eigener Zusammenhang bzw. ihre Anheftung an das Gitterfasernetz wurden eingehend untersucht, wobei zum Teil widersprechende Ergebnisse beschrieben werden.

Gosch (1931) spricht von einem Zellsyncytium, das als dreidimensionales Netzwerk im Retikulum verspannt ist. Auch Tischendorf (1951) beschreibt es, lehnt jedoch den Begriff Syncytium ab, da von Gosch dieser terminus technicus in dem Zusammenhang falsch angewandt sei. Wenn man einen primär plasmatisch zusammenhängenden Zellverband ohne Zellgrenzen annimmt, handelt es sich um ein Plasmodium. Zum anderen konnte Tischendorf innerhalb der Querverbindungen der Pulpamuskelzellen Zellgrenzen feststellen. Er spricht von „scheibenförmigen Fußplatten“, mit denen sich die seitlichen Zellfortsätze benachbarten Muskelzellen anlagern. Diese Fußplatten werden nach seinen Beobachtungen nie von Myofibrillen durchzogen. Bei längsverbundenen Muskelzellen ist die Entscheidung über den Zusammenhang untereinander schwieriger. An vielen Stellen sieht man solche hintereinander geschaltete Pulpamuskelzellen, die als „kontraktile Bänder“ die Pula auf längere Strecken durchziehen. Innerhalb dieser Bänder beschreibt Tischendorf zwischen zwei Kernen schräge Linien bzw. zwei von der Seite der Bänder ausgehende nach der Mitte zu konvergierende Linien, durch die die Bänder unterbrochen werden. Ob es sich hierbei auch um Zellgrenzen oder um Randkonturen längstorquierter Muskelbänder handelt, konnte von ihm nicht mit Sicherheit entschieden werden. An diesen Stellen war eine Diskontinuität der Myofibrillen nicht nachweisbar.

Aus dem Dargelegten ist ersichtlich, daß der Bau und Einbau der Pulpamuskulatur noch nicht hinreichend bekannt ist.

Fragestellung

Die Entwicklung der Pulpamuskulatur der Milz wurde bisher nicht bearbeitet. Jedoch ist gerade die Entwicklungsgeschichte in

der Lage, Auskünfte über Bau und Anordnung dieser Zellen zu geben, so beispielsweise ob eine Syncytium bzw. Plasmodium vorliegt oder nicht. Ich untersuchte die Entwicklung der Pulpamuskulatur und möchte die Ergebnisse meiner Arbeit nachfolgend mitteilen.

Insbesondere wollte ich Zeitpunkt und Ort des ersten Auftretens der Pulpamuskulatur im Vergleich zur übrigen Organdifferenzierung feststellen, ferner die Stellen finden, wo sie zuerst angetroffen werden und den Einbau der Muskelfasern in den Retikulumzellverband studieren.

Der Einbau der Pulpamuskulatur ist theoretisch auf drei verschiedenen Wegen möglich. 1. Die multipotenten Mesenchymzellen des dorsalen Mesogastriums, aus denen die Milzanlage entsteht, könnten sich möglicherweise nebeneinander zu Retikulumzellen und Muskelzellen differenzieren, wonach letztere später z.T. zu größeren Einheiten, den Milzbalken, zusammengefaßt werden (Vermutung von Tischendorf 1951). 2. Oder aber es werden primär die Retikulumzellen und die muskulär-bindegewebigen Balkanteile gebildet. Die Pulpamuskulatur nähme dann durch sekundäres Einwachsen aus dem Balken in die Pula ihre endgültige Lage ein. 3. Und endlich wäre zu diskutieren, ob die Pulpamuskulatur an Ort und Stelle, unabhängig von den muskulären Elementen des Balkens entsteht, indem sich die noch pluripotenten jungen Retikulumzellen aus dem Verband lösen und zu Pulpamuskelzellen auswachsen bzw. einzelne Zellen sich innerhalb des retikulären Zellverbandes zu Muskelzellen umwandeln und allmählich ihre plastische Verbindung mit dem primären Plasmodium des Mesenchyms verlieren.

Material und Methode

Als Untersuchungsobjekt dienten mir die Milzen von 13 Schafembryonen.

Ich wählte bewußt als Grundlage für meine Untersuchungen Schafembryonen, weil in der Schafmilz die Pulpamuskulatur, wie es schon Tischendorf ausführt, sehr zahlreich anzutreffen ist und eine Mittelstellung zwischen den extremen Bautypen der Rind- und Schweinemilz einnehmen. Beim Rind sind die Pulpamuskelzellen mit annähernd rundem Querschnitt mehr spindelförmig langgestreckt, wohingegen das Schwein in seiner Pulpamuskulatur stark aufgezweigte, kurze und breite Bänder hat.

Die einzelnen Embryonen gehörten den verschiedensten Altersstufen der Fetalzeit an. Die normale Trächtigkeitsdauer des Schafes liegt bei

155 bis 156 Tagen (Stoß 1944). Die Tiere erreichen hier eine Kopf-Steißlänge von 48 cm. Das Längenwachstum des Schafes in der Embryonalzeit folgt nicht einer linearen Funktion, sondern zeigt bis zum Ende des 3. Monats einen allmählichen Anstieg bis zu 16 cm, steigert sich dann bis zur 16. Woche nur mehr unbedeutend (17,5 cm), um im letzten Teil, das ist im letzten Drittel der Schwangerschaft, in steilem Anstieg 63,5% des gesamten Längenwachstums durchzumachen. Weil die Wachstumskurve so ungleichmäßig ansteigt, ist es schwer, bei fehlendem Konzeptionstermin genaue Altersangaben der Embryonen zu geben.

Das steigende Gewicht des Organs liefert ebenfalls keine genauen Anhaltspunkte für den wachsenden Differenzierungsgrad. Die Arbeiten, die sich mit dem praenatalen Milzwachstum beschäftigen (Jackson 1909 Lowrey 1911; Latimer 1952) zeigen, daß das Organ selbst auch keine gleichmäßige Größenzunahme mit fortschreitendem Alter aufweist, sondern anfangs langsam wächst und in der späteren Fetalzeit einen plötzlichen Anstieg des Gewichts erkennen läßt.

Das Milzgewicht ist überhaupt eine sehr variable Größe (Webster, Liljegren a. Zimmer 1947; Webster a. Liljegren 1949), da es von den verschiedensten Faktoren beeinflußt wird, so von dem Kontraktionszustand der Milzmuskulatur, der Entwicklung des lymphatischen Apparates und dem unterschiedlichen Blutgehalt des Organs. Alle diese Faktoren, besonders auch der unterschiedliche Blutgehalt, müssen in der letzten Periode der Embryonalzeit bereits berücksichtigt werden, wodurch in dieser Periode schon nurmehr ungenaue Werte über das Milzwachstum erhalten werden (Latimer 1952). Barcroft (1925) stellte u. a. fest, daß das Gewicht der Katzenmilz nach Blutentziehung auf die Hälfte bis zu einem Viertel des ursprünglichen Gewichtes gesunken war. So ist es zu erklären, daß die Angaben über das durchschnittliche Milzgewicht bei den verschiedenen Autoren, sowohl bei adulten Milzen (vgl. Zusammenstellung bei Sobotta 1914) als auch bei embryonalen Milzen (Stricker 1911; Lubarsch 1927) stark abweichen. Ich gebrauche deshalb im folgenden mehr die Maße der Kopf-Steißlänge als die Altersangaben der Embryonen oder das Milzgewicht.

Zur Untersuchung wurden die Embryonen in körperwarmem Zustand gleich nach dem Ausbrechen der Muttertiere in erwärmt physiologischer Kochsalzlösung transportiert und entweder undurchspült oder mit physiologischer Kochsalzlösung durchspült für die mikroskopische Untersuchung vorbereitet. Bei den ältesten Embryonen band ich die Durchspülungskanäle direkt in die Milzarterie ein, jedoch ist dies bei jüngeren Tieren wegen der kleinen Gefäße kaum durchführbar. Hierbei durchspült man am besten von der Aorta, wie es von Herrath (1935) für die Durchspülung der Milzen kleiner Tiere empfohlen hat. Am Ende der Durchspülung wurden die Milzen mit Formalin aufgefüllt und in Formalin eingelegt, einzelne Stücke nach Maximow nachfixiert. Die Organe habe ich in 6—20 μ dicken Schnitten, teils in Serienschnitten, mikroskopiert. Folgende Färbungen fanden dabei Anwendung: Haematoxylin-Eosin; Eisenhaematoxylin nach Heidenhain; Azanfärbung; Elastica-van-Gieson-Färbung; Lichtgrün nach Kernfärbung mit Haematoxylin

(Böhmer) oder Eisenhaematoxylin nach Heidenhain; Rubin-S-Orange G; Pappenheimfärbung u. a. Die der Arbeit beigegebenen Mikrophotogramme sind sämtlich unretuschiert.

Befunde

Die Pulpamuskulatur tritt wider Erwarten sehr spät in der Entwicklung der Milz auf. So kann ich zunächst die Vermutung Tischendorfs (1951), daß die Pulpamuskulatur bei der Entwicklung der lymphatischen Infiltration in das periarterielle Gewebe schon vorhanden und womöglich in Beziehung zur Gefäßwand getreten sei, nicht bestätigen.

Bei einem Embryo von 9 cm Kopf-Steißlänge (KSL) sieht man in der Pulpa ein junges retikuläres Gewebe, das sich vom ursprünglichen Mesenchym kaum unterscheidet. Die Zellen sind durch breite plasmatische Brücken verbunden und umschließen so als plasmatisches Netz kleinere Hohlräume, die Retikulummaschen. In diesen Zellen liegen große meist ovale Kerne mit einem lockeren Chromatingerüst und deutlichen Nukleoli. Diese Kerne sind in diesem Stadium im Gegensatz zu späteren Zeitpunkten mit Azokarmin fast nicht zu färben; sie tingieren sich deshalb bei der Azanfärbung bläulich. Die Zellgrenzen sind nicht immer scharf, sondern oft verwaschen und unscharf. Blutbildungszellen sind noch nicht im ganzen Organ anzutreffen, sondern nur auf einzelne Herde beschränkt. Hier sind die Retikulumzellen lockerer zusammengefügt als in den blutbildungsfreien Gebieten. Bei genauerer Betrachtung dieser Bezirke findet man in der Mitte stets eine von Retikulumzellen freie, mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidete Stelle, jedoch mit Blutzellen und Butbildungszellen stark angefüllt — die ersten Venenanlagen. Auch vereinzelte Arterienanlagen sind zu beobachten. Sie imponieren als mit einschichtigem Epithel ausgekleidete Lumina, in deren Umgebung das Retikulum sich stark verdichtet hat. Blutbildungszellen sind in diesem verdichtenen Gewebe fast nie anzutreffen. In den unmittelbaren Randbezirken der Organanlage, der späteren Milzkapsel, sind die Zellkerne deutlich größer und zu ovalen Gebilden ausgezogen. Hier zeigt sich auch bei Azanfärbung und Silberimprägnation ein dichtes Filzwerk von argyrophilen und z.T. dickeren kollagenen Fasern. Innerhalb des Organs sieht man nach Gomörischer Silberimprägnation nur ein unvollständiges Netz von argyrophilen Fasern. Besonders gut ist es in einem konzentrischen

Maschenwerk um die Arterien angeordnet. In der weiteren Umgebung der Milzanlage sind gut differenzierte Muskelzellen mit einer deutlichen fibrillären Struktur sichtbar.

Demnach sind bei einem Embryo von 9 cm KSL keinerlei Anhalte für die Bildung muskulärer Elemente innerhalb der Milzanlage gegeben.

Schon bei einer KSL von 10,5 cm bietet sich ein völlig anderes Bild. Das bisher gleichförmige Aussehen des jungen retikulären

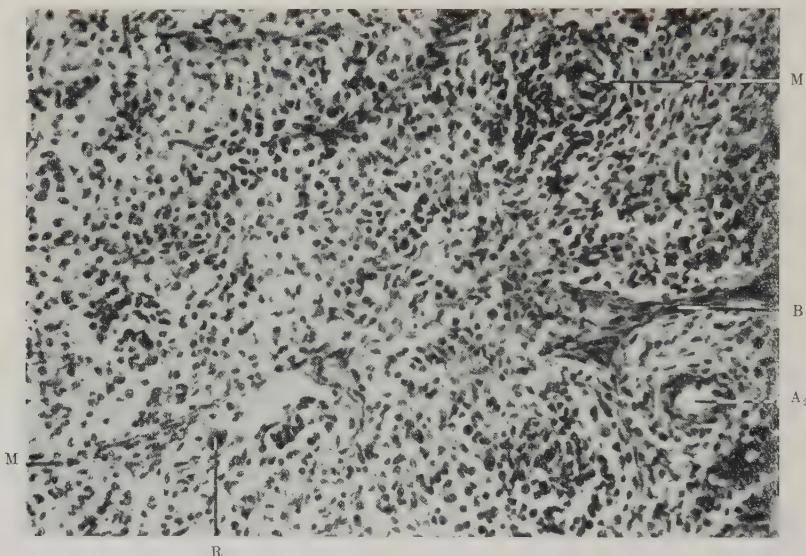


Abb. 1. Schnitt durch die Milz eines Schafembryo von 10,5 cm Kopf-Steiflänge. *A* = arterielle Gefäße, umgebender Mantel von dichtgelagerten Retikulumzellen noch gut ausgebildet (*A₁*) bzw. schon weitgehend aufgelockert (*A₂*); *B* = Balkenanlage; *M* = Muskelzellen einer „Miniaturbalkenanlage“; *R* = Riesenzelle in der Nähe venöser Stromgebiete. Haematoxylin (Böhmer) Rubin-S, Orange-G, Schnittdicke 10 μ , Vergrößerung 1:250

Gewebes wird hier durch vermehrte Gefäße, sowohl arterielle als auch venöse, unterbrochen. Dazwischen sieht man Züge eng aneinandergelagerter, langgestreckter Zellen mit spindelförmigen, schmalen Kernen. Es handelt sich hierbei, wie der spätere Entwicklungsverlauf zeigt, um die Balkenanlagen (Abb. 1). Vereinzelt finden sich auch Miniaturbalkenanlagen von nur zwei Muskelzellen, ganz vereinzelt nur einer Zelle. Bei genauer Betrachtung einer solchen einzelnen Muskelzelle zeigt sich, daß sie zahlreiche Fortsätze zu benachbarten Zellen abgibt und so an ihren Enden verzweigt erscheint. Die Zellen des übrigen Retikulums sind weiter auseinandergerückt, das ganze Maschenwerk ist somit

lockerer geworden. Die Zellen sind durch plasmatische Brücken untereinander verbunden, sowohl die Retikulumzellen unter sich, als auch stellenweise diese mit den Zellen der Balkenanlage. Die Arterien fallen durch ihren dichten Zellagenmantel von Retikulumzellen deutlich ins Auge. Außer der Endothelauskleidung der Lumina haben die Arterien eine in größeren Gefäßen mehrschichtige Lage konzentrisch gelagerter Zellen, die Muskelzellen der Muskularis. Die Blutbildung hat erheblich zugenommen. Hauptlokalisation ist auch hier die Umgebung der Venen. Jetzt vorhandene Riesenzellen bevorzugen ebenfalls die Nähe der Venen oder doch zumindest größere Spalträume im Retikulum.

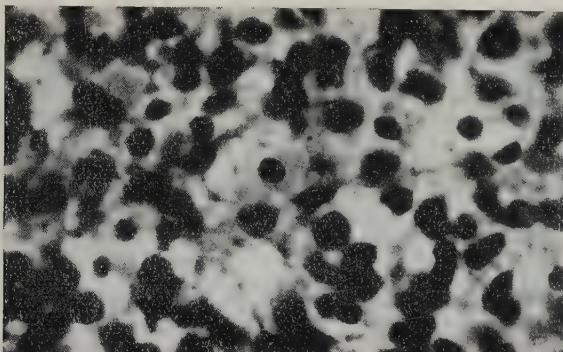


Abb. 2. Plasmoidal Zellverband mit z. T. breiten plasmatischen Zellverbindungen in der Milz eines Schafembryo von 21 cm Kopfsteißlänge. Lichtgrün, Schnittdicke 10 μ , Vergrößerung etwa 1 : 800

Bei einem 10,5 cm langen Embryo werden erstmals muskuläre Zellen als Vorläufer der späteren Milzbalken beobachtet. Sie liegen meist zu mehreren strangförmig angeordnet zusammen, kommen stellenweise aber auch einzeln im Milzretikulum vor.

Eine weitere Differenzierung der Milzanlage ist mit einer KSL von 21 cm eingetreten. Die Retikulumzellkerne sind deutlich kleiner und das Chromatingerüst ist kompakter geworden als bei den vorher beschriebenen Altersstufen. Die sonst formengleichen Retikulumzellkerne sind jetzt verschieden groß (Abb. 2). In jedem Gesichtsfeld sind zahlreiche Balken und kleinere Gefäße zu beobachten. Im Querdurchmesser der annähernd runden Balken zählt man durchschnittlich 5—6 langgestreckte Zellen mit lang-

ausgestreckten stäbchenförmigen Kernen, die Muskelzellen des Balkens. Die Gewebsmasse der Balken wird jedoch nur zu einem kleinen Teil von diesen Muskelzellen aufgebaut. Zwischen diesen Zellen ist reichlich Bindegewebe eingelagert und man erkennt, besonders nach Azanfärbung oder Versilberung nach Gömöri, daß dieses Bindegewebe den größeren Bestandteil der Balken liefert. Der dichte Zellverband um die Arterien ist lockerer geworden, dafür haben die mit Azan und Gömöri darstellbaren Faserelemente zugenommen. Die Gefäßmuskularis um die größeren Arterien hebt sich ebenfalls deutlicher hervor. Überhaupt scheint die Ausbildung der Gefäßwand um die Arterien bestimmd für die Dichte des sie umgebenden Retikulumzellmantels zu sein. Arterielle Gefäße, deren Wandungen nur von Endothelzellen gebildet werden, haben in ihrer unmittelbaren Umgebung eine Anhäufung von dicht zusammengedrängten Zellen. Sobald die Gefäßwand durch Muskelzellen oder Bindegewebsanteile verstärkt wird, wird der umgebende Retikulumzellmantel lockerer und ist später nur mehr auf die Kapillarhülsen beschränkt. Vereinzelt vorkommende Muskelzellen als Balkenanlagen in der Milzpulpa wurden trotz sorgfältiger Durchmusterung der Schnitte bei den verschiedensten Färbungen nicht mehr beobachtet.

Bei einer KSL von 21 cm sind die gut ausdifferenzierten Muskelzellen der Balken die einzigen muskulären Elemente der Milz. Die Balken, die zum großen Teil aus Bindegewebe bestehen, sind sehr zahlreich, aber von geringem Durchmesser.

Mit 29 cm KSL fällt als stärkste Veränderung gegenüber dem bisherigen Befund die lymphatische Infiltration in das periarterielle Gewebe auf (Abb. 3). Die großen Arterien sind frei von einem Lymphozytenmantel. Hier haben die weitgehend undifferenzierten zelligen Elemente weiter abgenommen und die Faseranteile und der muskuläre Wandbau zugenommen. Im Retikulum treten neben bisher vorhandenen Venen an verschiedenen Stellen von Endothel ausgekleidete kleinere Hohlräume auf. Stellenweise erscheinen lichtoptisch Lücken in der Endothelauskleidung.

Die Klärung der Frage, ob hier ähnliche Verhältnisse wie in der Sinuswandung der menschlichen Milz vorliegen, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten. Die Wandauskleidung der Sinus ist als ein besonders differenziertes Retikulum aufzufassen (von Herrath und Lentz 1953; von Herrath 1953). Die Wandung der menschlichen Milzsinus besteht aus langgestreckten, von Endothelzellen gebildeten, protoplas-

matischen Längsleisten (Stäbchenzellen Weidenreichs [nach Mollier 1911]), die durch querverlaufende Retikulumfasern zu protoplasmatisch-faserigen Netzen zusammengeschlossen werden. Innerhalb der licht-optisch leeren Maschen lassen sich elektronenmikroskopisch weitere feinste Fasernetze nachweisen (von Herrath und Lentz 1953; von Herrath 1953).

Beim Schaf sollte man nicht von Sinus sprechen. Die Forscher, die Sinus in der Schafmilz leugnen, ließen sich weniger vom morphologischen Bau als vielmehr von der funktionellen Bedeutung leiten (von Herrath 1935; Knisely 1936; Herrlinger 1948, 1950). Die Strombahnen der

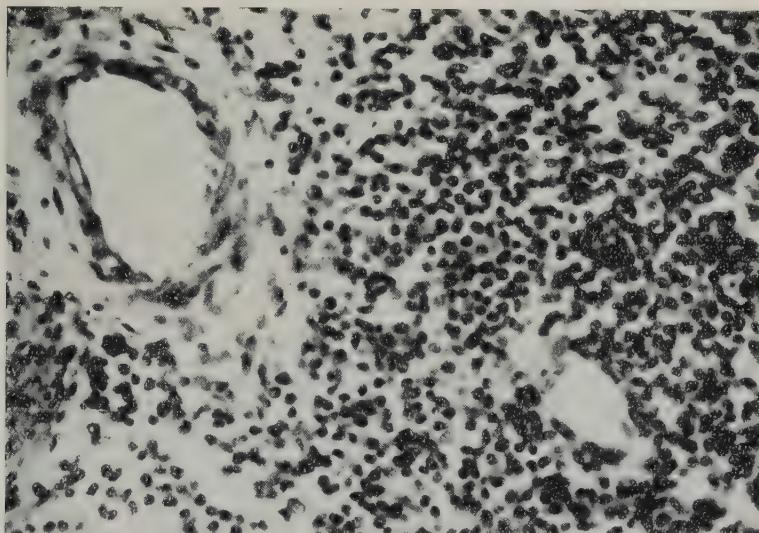


Abb. 3. Arterielle Gefäße in der Milz eines Schafembryo von 29 cm Kopf-Steilänge. Im rechten Bildausschnitt kleine Arterie mit lymphatischer Infiltration in das periarterielle Gewebe. Haematoxylin (Böhmer), Rubin-S, Orange-G, Schnittdicke 10 μ , Vergrößerung etwa 1:450

Sinus umfassen eine besondere Einheit im Milzkreislauf. Sie bilden lange, reich verzweigte und vielfach anastomosierende Speicher-, Arbeits- und Strömungsgebiete (von Herrath 1938), die sich nach den jeweiligen Bedürfnissen in der Funktion als „Speicher-, Arbeits- und Strömungssinus“ abwechseln.

Nach dem hier Gesagten handelt es sich bei den oben beschriebenen Hohlräumen in der Schafmilz eines Embryo von 29 cm KSL nicht um die Bildung von Sinus, sondern um die Anfänge kleinster Pulpavenolen im Milzretikulum.

Die Balken sind in dem Maße geringgradig stärker geworden, als ihre Zahl im Gesichtsfeld, d. h. relativ, abgenommen hat. Die bisher runden oder annähernd runden Zellkerne des Retikulums sind von vielgestaltigeren Kernbildern, teils ovalen, walzenförmig

langgestreckten, teils dreizipflig ausgezogenen abgelöst. Im Retikulum beobachtet man weiter eine rege Blutbildung mit vielen großkernigen jugendlichen Stammformen und Megakaryocyten.

Die muskulären Elemente sind bei einer KSL von 29 cm weiter nur in geschlossener Form innerhalb der Balken anzutreffen. Eine lymphatische Infiltration des periarteriellen Gewebes der kleineren und kleinsten Arterien ist erstmals deutlich feststellbar.

Bei weiterer Größenzunahme der Embryonen macht die Entwicklung der Milzanlage nur unwesentliche Fortschritte.

Mit einer KSL von 35,5 cm hat sich das Retikulum weiter entfaltet, dadurch sind die Balken mehr auseinandergerückt; der einzelne Balkendurchmesser hat zugenommen. Bei reger Blutbildung sieht man zahlreiche Megakaryocyten.

Erst bei einem Embryo von 44,5 cm KSL, also am Ende der Embryonalzeit kurz ante partum, erscheinen vereinzelt Zellen im Retikulum, die den in der Schafmilz beschriebenen Pulpamuskelzellen gleichen.

Das Retikulum ist noch kernreicher und damit kompakter als in den Milzen erwachsener Tiere. Die Plasmastränge, die die einzelnen Retikulumzellen untereinander verbinden und als Leitgebilde bzw. Bildungsgrundlagen der die Retikulummaschen umschließenden Gitterfasern dienen, erscheinen ebenfalls kräftiger als in adulten Milzen.

Manche Zellen fallen durch die besondere Breite der Zellfortsätze zu benachbarten Zellen auf. Zellgrenzen, oder querverlaufende Linien innerhalb der Plasmabrücken, die als Zellgrenzen zu deuten wären, sind mir weder bei Versilberung noch bei progressiver oder regressiver Eisenhaematoxylinfärbung nach Heidenhain zu Gesicht gekommen. Bei diesen Zellen scheint das Protoplasma im Vergleich zu den übrigen vermehrt, die Zellkerne scheinen lockerer zu sein (Abb. 4). An anderen Stellen sind die Kerne der protoplasmareichen Zellen langgestreckt, walzen- bis spindelförmig (Abb. 5). Bei weiterem Suchen im Präparat findet man ähnliche Zellen, in denen der Zellkern größer ist und das Protoplasma weiter an Masse zugenommen hat.

So wie die Größe der Zellen zunimmt, nimmt die Breite der verbindenden Plasmabrücken mit den benachbarten Retikulumzellen ab. Die Zelle erstreckt sich sehr bald nicht nur über den

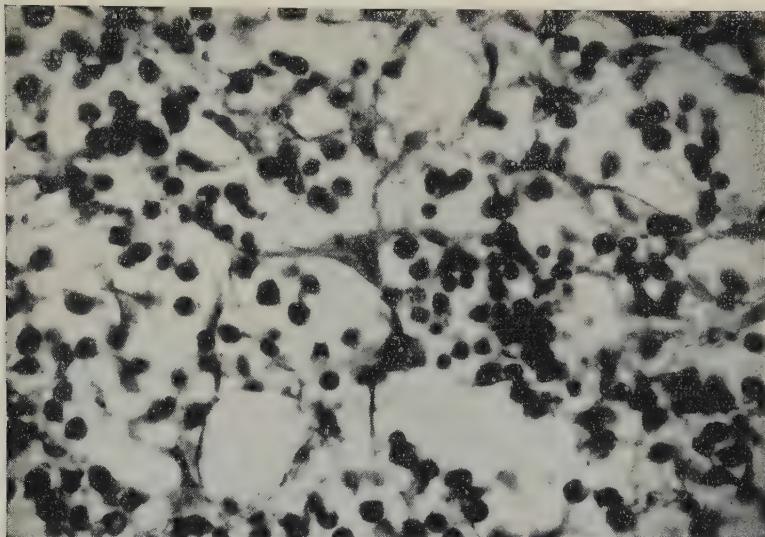


Abb. 4. Große protoplasmareiche Retikulumzelle mit plasmatischen Zellverbindungen zu benachbarten Zellen. Milz eines Schafembryo von 46 cm Kopf-SteilLänge. Lichtgrün, Schnittdicke 10 μ , Vergrößerung etwa 1:650

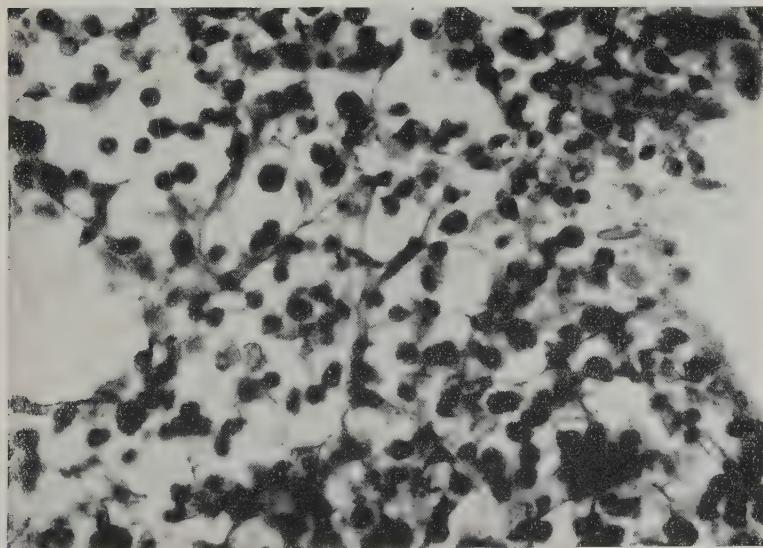


Abb. 5. Große Retikulumzellen mit langgestreckten walzenförmigen Kernen zwischen zwei Pulpa-venen im gleichen Organ wie Abb. 4. Lichtgrün, Schnittdicke 15 μ , Vergrößerung etwa 1:650

Bereich der Retikulumzelle, aus der sie hervorgegangen ist, sondern zieht sich mehrere Maschen entlang. Dadurch gewinnen zahlreiche umgebende Zellen mit ihren dünnen Fortsätzen Anschluß

an diese wachsenden Zellen (Abb. 6). An manchen Stellen kann von verbindenden Plasmabrücken nicht mehr gesprochen werden, sondern die Zellen, die nunmehr als die zu besprechenden Pulpamuskelzellen des Milzretikulums gelten müssen, scheinen isoliert, bzw. nurmehr mit ihresgleichen verbunden im Milzretikulum zu liegen, in dem sie durch dünne Fasern, den Retikulumfasern, aufgehängt sind. Der Nachweis einer fibrillären Struktur ist mir überzeugend nur in den letzten Stadien der Entwicklung gelungen (Abb. 6).

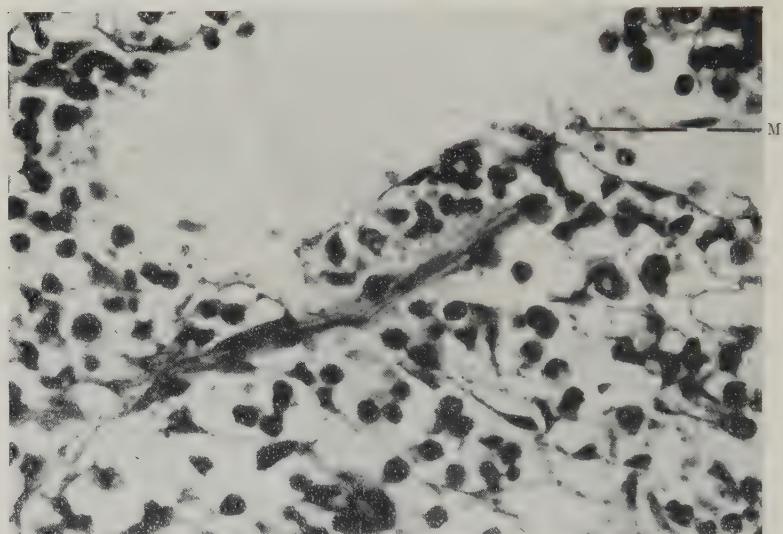


Abb. 6. Milz eines Schafembryo von 46 cm Kopf-Steiflänge. Gut ausdifferenzierte Pulpamuskelzelle an „typischer Stelle“. M = Mündung einer Pulpavenole in ein größeres venöses Gefäß. Lichtgrün, Schnittdicke 6 μ , Vergrößerung etwa 1:650

Nach meinen Befunden sind die am weitesten differenzierten Muskelzellen fast ausschließlich an den Venen anzutreffen. Besonders an den Anfangsstellen und Mündungsstellen kleinstter Pulpavenolen sind sie in radiärer Richtung entwickelt. In der Nähe größerer Venen sind sie z. T. in Längsrichtung dicht unter dem Endothel, aber auch in radiärer Richtung am frühesten differenziert. An den wenigen Stellen, wo sie in der Nähe arterieller Gefäße gut differenziert angetroffen werden, sind sie ausnahmslos konzentrisch um das Gefäß gelagert. Oben beschriebene Übergangsformen von Retikulumzellen zu Pulpamuskelzellen finden sich fast in allen Teilen des Pulporetikulums, etwas weniger in der Nähe der Milzkapsel, gehäuft um die lymphatisch

infiltrierten peripheriellen Gewebsabschnitte (der Knötchenrandzone Weidenreichs).

Mit 46 cm KSL haben die Pulpamuskelzellen nicht merkbar zugenommen. Es gilt im wesentlichen das für Embryonen von 44,5 cm KSL Gesagte.

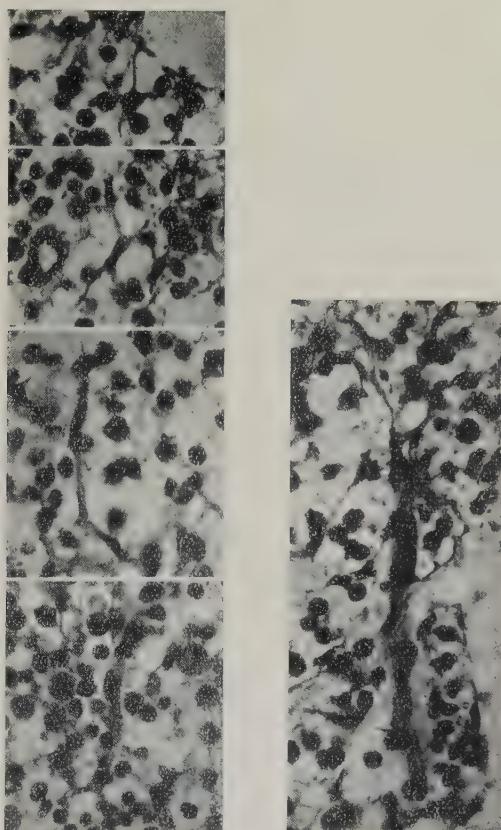


Abb. 7. Verschiedene Stadien der Entwicklung der Pulpamuskelzellen aus Retikulumzellen in der Milz eines Schafembryo von 46 cm Kopf-Steiflänge. Lichtgrün, Schnittdicke 6 μ , Vergrößerung etwa 1: 550

Besprechung der Befunde

Über die Entwicklung der Milz, insonderheit über ihre muskulären Elemente, findet man in der neueren Literatur wenig Hinweise.

Ono (1930) untersuchte die Entwicklung der menschlichen Milz. Sein Hauptaugenmerk richtete er dabei auf die Entwicklung der Gefäße in der Milzanlage. Das Retikulum der menschlichen Milz entwickelt sich nach Ono ebenfalls aus einem feinmaschigen Plasmodium von Mesenchymzellen, die frühzeitig eine ähnliche Anordnung wie das fertig diffe-

renzierte Retikulum einnehmen. Daß das Mesenchym nicht, wie bei der Prägung dieses Begriffes (O. und R. Hertwig 1880/81) angenommen, aus einzelnen voneinander isolierten Zellen besteht, sondern ein ursprüngliches Plasmodium darstellt, wird heute von den meisten Histologen vertreten (Möllendorf 1943; Studnicka 1929, 1952; Wassermann 1929).

Dieses ursprüngliche plasmodiale Retikulum bildet Desmofibrillen (Plenk 1927; Studnicka 1952) — die einzelnen Zellen rücken weiter auseinander, die breiten verbindenden Plasmabrücken nehmen immer mehr ab, bis es nurmehr mit speziellen Methoden gelingt, einen dünnen Plasmafaden von Zelle zu Zelle entlang den ausgespannten Retikulumfasern nachzuweisen. Ob es sich bei diesen „Plasmafäden“ in diesem Stadium noch um echtes Zellplasma, Exoplasma oder aber von dem eigentlichen Zellplasma isolierte, von diesem vielmehr ausgeschiedene Kittsubstanzen handelt, möge in diesem Falle dahingestellt bleiben. Histogenetisch kann man sie zurückverfolgen bis zu echten protoplasmatischen Zellanastomosen. Auf die Art und Weise der Desmofibrillenbildung als Grundlage der Retikulumfasern habe ich in meinen Untersuchungen mein Augenmerk nicht gerichtet, und möchte mich diesbezüglich deshalb auch nicht äußern.

Ono (1930) fand, daß der Differenzierungsgrad des Retikulums von dem Entwicklungsstand der Venen maßgebend beeinflußt wird. In der Schafmilz sind ebenfalls die ersten Blutbildungsherde, die Riesenzellen, das am weitesten differenzierte Retikulum, ferner die ersten Pulpamuskelzellen an die Anwesenheit von venösen Strombahnen gebunden. Auf Grund der venenabhängigen Differenzierung der Milz ging man (Laguesse, zitiert nach Ono 1930) so weit, sie als einen retikulären Blindsack des Pföldadersystems zu bezeichnen.

Die gesamten Arterien sah Ono, wie ich, in frühembryonaler Zeit von einem dichten Mantel aus Retikulumzellen umgeben. Er spricht von einem generellen „Hülsenbau“ der Arterien.

Muskuläre Elemente treten frühzeitig in der Milzentwicklung auf. Mit fortschreitender Verzweigung der venösen Stromgebiete und Auflockerung der Retikulummaschen kommt es zur Bildung glatter Muskelzellen, die verstreut in allen Teilen des Retikulums angetroffen werden. Sie sind fast stets zu mehreren zusammengelagert und stehen als dünne Stränge untereinander in Verbindung. Vereinzelt trifft man auch einzelne Muskelzellen im Retikulum, die aber bald an das geschlossene Muskelsystem der Milzbalken Anschluß finden. Eine Beziehung zu den Venen konnte ich nicht nachweisen. Es ist bemerkenswert, daß die Muskelzellen, so lange sie als einzelne Gebilde im Retikulum verstreut liegen, wie die späteren echten Pulpamuskelzellen Verzweigungen erkennen lassen. Wenn sie in älteren Stadien nur mehr in größeren Einheiten als Balkenmuskulatur angetroffen werden, war es mir

nicht mehr möglich, mich von einer nennenswerten Verzweigung der Zellen zu überzeugen.

Mit steigender Auflockerung des Retikulums und fortschreitender Verzweigung der Venen rücken die aktiv kontraktile Elemente weiter auseinander. Am Ende der Embryonalzeit entspricht auf den gleichen Organquerschnitt bezogen ein Balken, der beträchtlich an Masse zugenommen hat, zirka 20 ursprünglich angelegten Balken. Aber die Balken verändern sich im histologischen Bild nicht nur an Größe und Zahl in den aufsteigenden Altersstufen, sondern sie unterscheiden sich auch in ihrem geweblichen Aufbau. Die Balken werden als dicht zusammengelagerte zelluläre Stränge angelegt. Sehr früh jedoch wird in diese Stränge reichlich Bindegewebe eingelagert, das dann bald den Hauptbestandteil der Balken ausmacht. Am Ende der Embryonalzeit ist noch immer das Bindegewebe der dominierende Faktor, jedoch hat die Muskulatur im Vergleich zu früheren Stadien an Masse absolut und relativ zugenommen.

Kurz ante partum treten neben diesen geschlossenen Muskelzügen, anfangs nur an wenigen Stellen, dann überall im Retikulum die eigentlichen Pulpamuskelzellen auf. Hier wird eine deutliche Abhängigkeit von den Venen und ihren Zuflußgebieten aus kleinsten Pulpavenolen beobachtet. Wie oben (S. 313) ausgeführt, sind die ersten gut differenzierten Pulpamuskelzellen hauptsächlich radiär zu den kleineren venösen Gefäßen, besonders an den Mündungsstellen der Pulpavenolen, anzutreffen. Unter der Voraussetzung, daß sich die Differenzierung in Abhängigkeit zur Funktion vollzieht, findet die von anderen Autoren (von Herrath 1935; Tischendorf 1951) postulierte Bedeutung der Pulpamuskulatur als Stellapparate der Abflußgebiete durch die Histogenese dieser Zellen eine weitere Stütze.

So ist es erklärlich, warum die Pulpamuskelzellen erst am Ende der Fetalzeit auftreten. Die Milz, die in der Fetalzeit hauptsächlich als Blutbildungsorgan tätig ist, gewinnt bei den Tieren, bei denen Pulpamuskelzellen nachweisbar sind, erst am Ende der Fetalzeit und eigentlich erst im postnatalen Leben ihre Bedeutung als Erythrocytenspeicher (von Herrath 1938). Das intrauterine Leben stellt an den Kreislauf dieser Tiere kaum außergewöhnliche Ansprüche (Wärmehaushalt, besondere körperliche Leistungen), ein besonderes Erythrocytenreservoir ist deshalb nicht erforderlich.

Außerdem nimmt die relative Zahl der Gefäße ungefähr nach

dem Auftreten der ersten Milzbalken kontinuierlich ab. Damit rückt die Großzahl der Retikulummaschen immer mehr von ihren Venen ab und der Blutabfluß ist nur durch benachbarte Retikulummaschen oder lange kleinste Pulpavenolen gegeben. Daß aber das ausgedehnte Retikulum mit den spärlichen Venen allein nicht für die Entstehung der Pulpamuskulatur verantwortlich gemacht werden kann, wurde schon früher im Hinblick auf die Katzen- und Pferdemilz betont (von Herrath 1935). Beim Schaf spielt sicherlich der spezielle Bau des Milzretikulums, das Fehlen der eigentlichen Milzsinus und die dafür den Blutabfluß gewährleistenden langen schmalen Pulpavenen mit einer Rolle.

Daß die vom Alter abhängige wechselnde Funktion der Milz für den jeweiligen Bau dieses Organs bestimmend ist, wurde von von Herrath (1938, 1947) beschrieben und besonders an der Hundemilz demonstriert. Im Fetalleben und noch in früher Jugend sind der Tabekelgehalt der Milz und die glatte Muskulatur überall nur schwach entwickelt und erreichen ihre höchste quantitative Ausprägung ähnlich dem Organgewicht erst im besten Lebensalter. Ein fast gegensätzliches Verhalten zeigt das lymphatische Gewebe, das bei Neugeborenen gut differenziert ist und allmählich reduziert wird.

Die Milz des Hundes und anderer Tiere, die sonst Vertreter der Klasse mit Speichermilzen sind, weist so anfangs den Bau einer Stoffwechselmilz auf. Dafür sprechen auch meine Befunde.

Wenn auch schon bei Embryonen kurz ante partum (KSL 44,5 cm und 46 cm) Pulpamuskelzellen nachweisbar sind, so kommen sie doch nur nach sorgfältiger Durchmusterung der Mikrotomsschnitte in gespülten Organen zu Gesicht. Pulpamuskelzellen, die den Differenzierungsgrad derer in Milzen adulter Tiere haben, finden sich erst nach Durchsicht mehrerer Schnitte. Vergleicht man demgegenüber das Bild der Pulpamuskulatur, wie man es sonst von der Schafmilz gewöhnt ist, wo in jedem beliebigen Gesichtsfeld sehr zahlreiche Pulpamuskelzellen angetroffen werden, so ist die starke Zunahme der muskulären Bauelemente in der Milz mit steigendem Alter ganz offensichtlich.

Umgekehrt verhält es sich bei dem lymphatischen Gewebe. Die Milz ist am Ende der Fetalzeit relativ gefäßreicher als bei erwachsenen Tieren. Da das lymphatische Gewebe an die kleinen und kleinsten Gefäße gebunden ist, nimmt es so nach der Fetalzeit ab.

Aus dem mit steigendem Alter verschiedenen histologischen Bild der Milzentwicklung ist also ein Funktionswechsel ersichtlich. Nachdem sich die Milz in einem „Vorbereitungsstadium“ (Ono 1930) aus dem umgebenden Zellgewebe herausdifferenziert hat, dient sie anfangs fast ausschließlich der Blutbildung. In der späteren Fetalzeit liegt sie als Stoffwechselmilz (Abwehrmilz, Immunisierungsmilz) (von Herrath 1938), und erst nach der Geburt als Speichermilz, dem Bautyp der ausdifferenzierten Schafmilz, vor.

Wenn wir uns der eigentlichen Entwicklung der Pulpamuskelzellen zuwenden, so zeigt sich, daß die letzte der möglichen Entwicklungsformen, die in der Fragestellung erörtert worden sind, verwirklicht wird. Die Retikulumzellen sind in frühembryonaler Zeit noch pluripotent. Die Mesenchymzellen bilden neben den Balkenelementen ein einheitliches retikuläres Zellgewebe aus. Wenn die Zellen mit ihren Kernen auch bald in Größe und Form variieren, so ist dies doch nicht als ein Ausdruck einer verschiedenen Potenz zu deuten. Im fertigen Milzretikulum sind die Zellen, wie in jedem retikulären Gewebe, ebenfalls nicht von streng einheitlicher Form und Größe, sondern „mannigfaltig“ (Maximow 1927). Auch die vom Zufall abhängige Schnittführung durch die einzelnen Zellen mag hierbei mit einer Rolle spielen.

Jede Retikulumzelle ist offensichtlich im embryonalen Leben noch befähigt, sich innerhalb des plasmodialen Zellverbandes im Bedarfsfalle zu einer Pulpamuskelzelle umzubilden. Dabei gewinnt sie an Substanz und Ausdehnung und verliert mehr und mehr den innigen Zusammenhang mit der als Retikulumzellen fortbestehenden Zellumgebung. In der Milzpulpa erwachsener Tiere ist keine plasmatische Verbindung von Muskelzellfortsätzen und Retikulumzellausläufern mehr nachweisbar (Gosch 1931). Ob eine Vermehrung der Pulpamuskulatur dann nur mehr aus ihr selbst heraus oder stellenweise noch immer durch Umbildung von Retikulumzellen möglich ist, wurde unter dieser Fragestellung bisher weder bewiesen noch widerlegt.

Wenn die Pulpamuskelzellen in embryonalen Milzen eine gewisse Größe erreicht haben, werden im Protoplasma, das meist das Bestreben hat, fibrilläre Strukturen zu bilden (Studnička 1952), Myofibrillen nachweisbar und der Differenzierungsgrad der ausgewachsenen Milzpulpamuskelzellen ist erreicht.

Die Verbindungen der Muskelzellen mit ihrer Umgebung sind also nicht nur sekundäre Anheftungen, sondern in erster Linie (s. u.) breitbasig-plasmatische, sich allmählich verdünnende Verbindungen. In welcher Beziehung die Retikulumfasern, die von den anastomosierenden Retikulumzellen gebildet werden (Studnicka 1952; Plenk 1927), stehen, und welches Schicksal sie in den Bereichen erfahren, die von dem wachsenden Zelleib der Pulpamuskelzellen eingenommen werden, konnte nicht entschieden werden. Es ist möglich, daß sie einfach verdrängt, oder aber resorbiert, bzw. im Zelleib zu Myofibrillen umgebaut werden. Damit wäre dann eine Kontinuität der Myofibrillen mit den Gitterfasern (Desmofibrillen) gegeben, die an anderen Objekten von einigen Autoren (O. Schultze 1911/12; Held 1911; Watzka 1932; Studnicka 1924, 1940, 1952) angenommen, von anderen (Péterfi 1913; Herwerden 1913; Baldwin 1913; Rényi 1924) abgelehnt wird.

Die Versuchsergebnisse dieser Arbeit sollen nicht als Beweis dafür angesehen werden, daß sich die Pulpamuskulatur aus einem Plasmodium herausdifferenziert und immer als ein solches bestehen bleibt. Wohl konnte ich viele Stellen finden, wo sich mehrere ursprüngliche Retikulumzellen im Zellverband zu den von mir als Vorstufen der fertigen Pulpamuskulatur angesehenen langgestreckten Zellen umbildeten. An anderen Stellen konnten aber in der Umgebung fast völlig ausdifferenzierter Pulpamuskelzellen keine Homologe gefunden werden. Es ist also durchaus möglich, daß die Verbindung der Pulpamuskeln untereinander mittels ihrer Zellausläufer eine z. T. primäre z. T. sekundäre ist. Die von Tischendorf gesehenen flächenhaften Anlagerungen von Zellausläufern an benachbarte Pulpamuskelzellen, die sogenannten scheibenförmigen Fußplatten, könnten so ihre genetische Ableitung finden (Abb. 8).

Die Entwicklung der Pulpamuskulatur gestattet interessante Analogieschlüsse zu den primitiven Muskelzellen des Encodards, den von Benninghoff (1926) untersuchten „Faserzellen“.

Beide Zellsysteme sind sehr ähnlich gebaut. Hier wie dort finden sich stark verzweigte fibrillenführende Zellen, die z. T. als „syncytialer Verband“ ohne feststellbare Zellgrenzen ineinander übergehen. Benninghoff fand neben diesen Zellen sogenannte „Übergangsformen“. Er sieht hierin die genetischen Bindeglieder zwischen den Fibrocyten und den Faserzellen.

Die Übergangsformen unterscheiden sich von den Fibrocyten durch ihr klares, etwas leichter färbbares Zytoplasma und allseitig scharfe

Begrenzung. Aus dieser scharfen Begrenzung schließt Benninghoff auf eine periphere Grenzhaut dieser Zellen, die den Fibrocyten stets fehlt. Für letztere ist ja gerade das äußerst feine Zytoplasma mit unscharfer Begrenzung, das nur einige scharfe Ränder zeigt, typisch. Aber auch in ihren Zellausläufern unterscheiden sich diese Übergangszellen von den Fibrocyten. Während man bei diesen den Eindruck von wahllos ausgesandten unregelmäßigen und geknickten Ausläufern hat, hat bei den Übergangsformen Benninghoffs schon „eine gewisse Sammlung des Zytoplasmas stattgefunden. Die Verzweigungen ver-

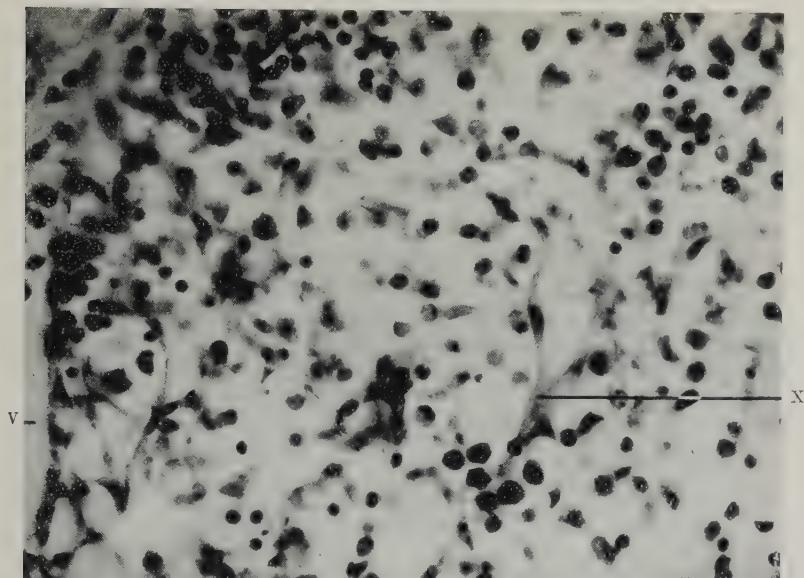


Abb. 8. Vorstufen von Pulpamuskelzellen in der Milz eines Schafembryo von 46 cm Kopf-Steßlänge. + = fragliche Anlagerung (scheibenförmige Fußplatte?) eines Zellausläufers an eine benachbarte Zelle; V = Pulpavene. Lichtgrün, Schnittdicke 10 μ , Vergrößerung etwa 1:550

laufen hier meist in verschiedenartig geschwungenen Bögen“. Um den Kern befindet sich dieselbe schaumige Struktur des Zytoplasmas wie bei den Faserzellen, indessen ist von einer Fibrillierung nichts feststellbar.

Diese Übergangszellen stehen nun stellenweise sowohl mit dem Syncytialsystem der Faserzellen, als auch mit dem der Fibrocyten in Zusammenhang.

In dem Untersuchungsmaterial Benninghoffs konnten alle Übergangsglieder von normalen Fibrocyten zu Faserzellen gefunden werden. Mit steigendem Reifungsgrad der Zellen zu den Faserzellen hin nimmt der plasmatische Zusammenhang zu den Fibrocyten ab. Die „Übergangsform“ ist nur eine Stufe dieser Reihe, auf der die Zellen in der normalen Histogenese längere Zeit zu verharren scheinen und sich erst auf bestimmte Reize weiter zu den Faserzellen differenzieren.

Da auch Stieve (1927, 1928) ähnliche Beobachtungen der Bildung glatter Muskelzellen aus Fibrocyten, nämlich im schwangeren Uterus, machen konnte, sieht Wassermann (1929) hierin ein durchaus normales histogenetisches Geschehen einer Weiterdifferenzierung der Fibrocyten. Er will deshalb in diesem Zusammenhang nicht mehr von einer Metaplasie, sondern besser von einer Prosoplasie der Fibrocyten zu Muskelzellen sprechen.

Die Ähnlichkeit der Entwicklung der Pulpamuskulatur liegt darin, daß auch hier die ersten Bildungsstadien der späteren Pulpamuskelzellen in breiter plasmatischer Verbindung mit den umgebenden Zellen des jungen Retikulums stehen. Erst mit steigendem Differenzierungsgrad nimmt der plasmatische Zusammenhang zu den Zellen anderer Systeme ab.

Wenn wir die Formenreihe der glatten Muskulatur Benninghoffs anerkennen, ist dieser Befund nicht verwunderlich.

Je aufgelockerter ein muskuläres System ist, desto primitiver sind die daran beteiligten Muskelzellen.

Derartige Systeme sind meist so gegliedert, daß die fibrillär differenzierten Muskelzellen in den Maschen eines zarten Balkengeflechtes mit gut ausdifferenzierten glatten Muskelzellen ausgespannt sind, die in ihren Lücken wiederum die „Übergangsformen“ beherbergen. Je lockerer ein solches Zellnetz aufgebaut ist, desto stärker sollen die daran beteiligten Zellen verzweigt sein. Hierin ist nicht nur eine gewisse Reifungsfolge zu erblicken, indem die primitivere Stufe in die nächsthöhere übergehen kann, sondern auch ein der jeweiligen primitiveren Funktion angepaßter Bautyp, in dem die Zelle bereits auf der Stufe der Übergangsform den an sie gestellten Anforderungen gerecht werden kann. Ein derartiger Bau wurde erstmals von Flemming (1878) in der Harnblase des Salamanders beschrieben.

Daß in erwachsenen Milzen von Schaf, Schwein und Rind innerhalb der Pulpamuskulatur derartige Übergangsformen bisher nicht beschrieben wurden, mag daran liegen, daß das Retikulum von sich aus in der Lage ist, in den kleinsten Einheiten Stellfunktionen selbst ausführen zu können (von Herrath 1953).

Die Entwicklung glatter Muskelzellen aus einem Plasmodium, und anfangs z. T. noch als Plasmodium fortbestehend, stellt in der Milzentwicklung oder bei den Faserzellen des Endocards keinen Einzelfall dar.

Kürzlich erschien eine Arbeit (Bautzmann und Schröder 1953) über die Histogenese des Amnions. Die Muskulatur des Amnions des Hühnchens entwickelt sich aus einem „mesenchymartigen Material“, das ungleichmäßig über die Oberfläche der Epithelzellen ausgebreitet ist, indem sich Zellanreicherungen von in „Kontinuität befindlichen Fibrocyten, die in Zellstraßen angeordnet“ sind, vorfinden. Aus diesem Material soll sich „zunächst wohl ein symplasmatisches, glattes Muskelgewebe“ bilden, das als „syncytiales Netzwerk“ über das Amnion verspannt ist. In der weiteren Entwicklung grenzen sich die einzelnen Muskelzellen aus diesem Verband ab.

Inwiefern dann im späteren Zeitpunkt, speziell bei den Säugern vor kommende glatte Muskulatur, Einzelzellen oder ein zusammenhängendes Zellnetz darstellt, ist Gegenstand zahlreicher Kontroverse der Autoren gewesen (vgl. Wassermann 1929).

Zusammenfassung

Die Entwicklung der Pulpamuskulatur der Schafmilz findet zu einem späten Zeitpunkt der Organentwicklung statt. Erst wenn sich alle typischen Bauelemente der Milz differenziert haben, bildet sich ein Teil der bis zu diesem Zeitpunkt noch pluripotenten Retikulumzellen zu langgestreckten, verzweigten, fibrillenführenden Zellen, den sogenannten Pulpamuskelzellen um. Anfangs stehen sie in einem plasmatischen Zusammenhang mit den umgebenden Retikulumzellen. Mit weiterer Differenzierung werden die plasmatischen Brücken zu den Retikulumzellen immer schmäler, bis die Pulpamuskelzellen nurmehr mit ihresgleichen oder mittels der Retikulumfasern an ihre Umgebung Anschluß finden.

Die ersten, als Pulpamuskelzellen in Analogie zu den Milzen ausgewachsener Tiere anzusprechenden Zellen, finden sich in der Nähe der venösen Strombahnen. An größeren Venen sind sie längs oder z. T. zirkulär, an den Anfangsstellen und Mündungsstellen der kleinsten Pulpavenolen radiär angeordnet. An den wenigen Stellen, wo sie in der Nähe von Arterien vorkommen, finden sie sich ausschließlich zirkulär. Aus diesem gefundenen ersten Auftreten ist auf eine feinere Stellfunktion im Milzkreislauf zu schließen.

Zum Schluß werden Vergleiche über die Entwicklung der Pulpamuskulatur der Schafmilz und den Faserzellen des Endocards und anderer glatter Muskelzellen gezogen.

Schrifttum

- Baldwin, W. M.: The relation of muscle fibrillae to tendon fibrillae in voluntary stripes muscle of vertebrates. Morph. Jb. **45** (1913). — Bautzmann, H. und Schröder, R.: Studium zur funktionellen Histologie und Histogenese des Amnions beim Hühnchen und beim Mensche. Z. Anat. u. Entw.gesch. **117** (1953) 166. — Barcroft, J.: Neue Milzforschung. J. Physiol. **60**, 443; Naturwissenschaften H. 16 (1925). — Benninghoff, A.: Über die Formenreihe der glatten Muskulatur und die Bedeutung der Rougetschen Zellen an den Kapillaren. Z. Zellforsch. usw. **4** (1926) 125. — Flemming, W.: Über Formen und Bedeutung der organischen Muskelzelle. Z. wiss. Zool. **30** (1878) 466. — Gosch, L.: Über das Vorkommen und die Gestalt glatter Muskelzellen im Parenchym

der Milz einiger Säugetiere. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **25** (1931) 455. — Harting, K.: Vergleichende Untersuchungen über die mikroskopische Innervation der Milz des Menschen und einiger Säugetiere. *Erg. Anat.* **34** (1952) 1. — Hartmann, A.: Die Milz. In v. Möllendorfs Hdb. der Mikrosk. Anat. des Menschen VI/I (1930). — Held: Aussprache nach Schultzes Vortrag. *Anat. Anz.* **33** (1911) 71 (Erg.-H.). — von Herrath, E.: Über einige Beobachtungen bei der Durchspülung verschiedener Säugermilzen. *Anat. Anz.* **80** (1935) 38. — Ders.: Bau und Funktion der Milz. *Z. Zellforsch. usw.* **23** (1935) 375. — Ders.: Zur vergleichenden Anatomie der Säugermilz und ihrer Speicher- und Abwehraufgaben. *Med. Klin.* **41** (1938) 1. — Ders.: Beiträge und Fragestellungen zu einigen anatomischen Problemen des peripheren Kreislaufs. *Med. Rundschau* **1**, H. 5 (1947) 1. — Ders.: Die Morphologie des Retothelialen Systems. *Verh. dtsch. Ges. Path.* **37** (Tagung 1953) 13. — Ders. und Lentz, H.: *Verh. Anat. Ges.* (1953) u. *Z. Zellforsch. usw.* (erscheint demnächst). — Hertwig, O. und Hertwig, R.: Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. *Jena. Z. Naturw.* **14** (1880/81). — Herwerden, M. A. van: Über das Verhältnis zwischen Sehnen und Muskelfibrillen. *Anat. Anz.* **44** (1913). — Jackson, C. M.: On the prenatal growth of the human body and the relativ groth of various organs and parts. *Amer. J. Anat.* **9** (1909) 119. — Laguesse: Zitiert nach Ono. — Kühne, W.: Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig (1864). — Latimer, H. B.: The prenatal growth of the dog spleen Growth **16** (1952) 47. — Lowrey, L. G.: Prenatal growth of the pig. *Amer. J. Anat.* **12** (1911) 107. — Lubarsch, O.: Pathologische Anatomie der Milz. In Henke-Lubarschs Hdb. der spez. pathol. Anatomie u. Histologie I/2 (1927) 373. — Maximow, A.: Bindegewebe und blutbildende Gewebe. In v. Möllendorfs Hdb. der mikrosk. Anatomie des Menschen II/1 (1927) 232. — Möllendorf, W. v.: Lehrbuch der Histologie. 25. Aufl. Jena (1943). — Neubert, K.: Der Übergang der arteriellen in die venöse Blutbahn bei der Milz. *Z. Anat.* **66** (1922) 424. — Ono, K.: Die Entwicklung der Milz. *Z. Zellforsch. usw.* **10** (1930) 573. — Péterfi, T.: Untersuchungen über die Beziehungen der Myofibrillen zu den Sehnenfibrillen. *Arch. mikrosk. Anat.* **83** (1913). — Plenk, H.: Über argyophile Fasern (Gitterfasern) und ihre Bildungszellen. *Erg. Anat.* **27** (1927) 302. — Rényi, G. v.: Gibt es einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen Muskel- und Sehnenfibrillen während der Entwicklung der Muskelfasern. *Anat. Anz.* **58** (1924) 339. — Röhlich, K.: Über die Pulpamuskulatur der Milz. *Z. Anat.* **110** (1940) 740. — Schultze, O.: Die Kontinuität der Muskelfibrillen und der Sehnenfibrillen. *Anat. Anz.* **33** (Erg.-H. 1911). — Ders.: Über den direkten Zusammenhang von Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. *Arch. mikrosk. Anat.* **79** (1912) 307. — Sobotta, I.: Anatomie der Milz. In v. Bardelebens Hdb. der Anatomie des Menschen. IV/281 (1914). — Stieve, H.: Der Halsteil der menschlichen Gebärmutter, seine Veränderungen während der Schwangerschaft, der Geburt und des Wochenbettes und ihre Bedeutung. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **11** (1927) 291. — Stieve, H.: Die Enge der menschlichen Gebärmutter, ihre Verände-

rungen während der Schwangerschaft, der Geburt und des Wochenbettes und ihre Bedeutung. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **14** (1928) 549. — Stoß, A. O.: Tierärztliche Geburtshilfe und Gynäkologie einschließlich der Krankheiten der Neugeborenen. 2. Aufl. Enke, Stuttgart (1944). — Stricker: Über Größe und Maße der Milzen bei Kindern und Jugendlichen. Inaug.-Diss. Berlin (1911). — Studnička, F. K.: Muskelfasern und Bindegewebsfibrillen. *Anat. Anz.* **57** (1924) 432. — Ders.: Über den Zusammenhang des Cytoplasmas bei jungen menschlichen Embryonen. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **18** (1929) 553. — Ders.: Myofibrillenführende Zellen im Zwischengewebe des menschlichen Nabelstranges. *Anat. Anz.* **90** (1940). — Ders.: Die Entwicklung der Bindegewebsfibrillen (Desmofibrillen). *Erg. Anat.* **34** (1952) 403. — Tischendorf, K.: Beobachtungen über die feinere Innervation der Milz nach Untersuchungen an der Schweinemilz. Köln (1948). — Ders.: Die Pulpamuskulatur der Milz und ihre Bedeutung. *Z. Zellforsch. usw.* **36** (1951) 2. — Webster, S. H., Liljegren, E. J., Zimmer: Organ: Body weight ratios for liver, kidneys and spleen of laboratory animals. 1. Albino rat. *Amer. J. Anat.* **81** (1947) 477. — Wassermann, F.: Die lebendige Masse. II. Teil. Wachstum und Vermehrung der lebendigen Masse. In v. Möllendorfs Hdb. der mikrosk. Anatomie des Menschen I/2/II, 651, Berlin (1929). — Watzka, M.: Sehnen glatter Muskelfasern. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **30** (1932). — Webster, S. H., Liljegren, E. J.: Organ: Body weight ratios for certain organs of laboratory animals 2. guinea pig. *Amer. J. Anat.* **85** (1949) 199.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn
(Direktor: Prof. Dr. K. Niessing)*

Über die Verformung der Herzkammerbasis beim Menschen unter der Funktion

Von

Alexander Puff

Mit 16 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 20. 7. 1954)

Inhalt

A. Einleitung: Das Herz als Saug- und Druckpumpe	331
Der Streit um die Saugwirkung des Herzens	331
Aktive Diastole = Negativer Ventrikeldruck ?	331
Die Saugwirkung des Herzens als systolischer oder diastolischer Mechanismus	332
Der Begriff der „Ventilebene“	332
Vergleichende Untersuchungen beim Tier	332
Die Ventilebenenverschiebung als allgemeines biologisches Prinzip in der Tierreihe	333
Die Tatsache der Ventilebenenverschiebung beim Menschen ist schon länger bekannt:	333
a) Beobachtungen an verkalkten Klappenringen	333
b) bei Herzsteckschüssen	334
c) im Kymodensogramm	334
d) mit der Kontrastblutmethode	334
B. Hauptteil:	
I. Quantitative Analyse des Bewegungsmechanismus der Kammerbasis beim Menschen	335
1. Untersuchungen am geschlossenen menschlichen Thorax durch kinematographische Analyse der epigastrischen Pulsation	335
2. Untersuchungen an der Oberfläche des freiliegenden Herzens (bei Pericardektomie)	342

3. Untersuchung des Raumes unter den Klappen (Ventralkammerraum) mit Hilfe der Kontrastblutmethode und Vergleich der Bewegungen des rechten und linken Vorhofkammerostiums	347
--	-----

Ergänzung hierzu:

Studien zum Vergleich der Bewegungen der rechten und linken Kranzfurche beim Tier	350
Zusammenfassung der bisherigen Befunde	353
II. Hypothese über den Kontraktionsablauf am Ventrikel .	354
III. Experimentelle Beweise zur Sicherung der Hypothese: .	354
1. Infusion von Kochsalzlösung, um die Hubhöhe der Ventilebene bei größerem Schlagvolumen zu untersuchen	355
2. Circumscripte Vereisung des Papillarmuskelfußpunktes, um die Bedeutung des Papillarmuskels für den diastolischen Hub der Ventilebene zu ermitteln	356
3. Unterbindung der beiden Cavae, um die Füllungsdehnung der Kammer auszuschalten	357
C. Schluß: Diskussion und Zusammenfassung der Ergebnisse . .	358

A. Einleitung

In der Kreislaufforschung sind bis heute zwei verschiedene Meinungen vertreten, von denen die einen das Herz als eine reine Druckpumpe und die anderen als Saug- und Druckpumpe auffassen. Wenn man der Entstehung dieser Meinungsbildung nachgeht, wird es nicht schwer, eine Erklärung dafür zu geben, warum der Streit bis heute noch nicht beigelegt ist. Es scheint mir darin begründet zu sein, daß viele Vertreter der Saugpumpentheorie einer falschen Konzeption gefolgt sind, die schon auf Erasistratos (zit. nach Böhme) zurückgeht. Er meinte nämlich, daß das Herz das Blut in seine Höhle einsaugt, indem es sich aktiv erweitert. Das heißt also, durch die Erweiterung der Kammer in der Diastole entsteht ein Unterdruck, der die Ansaugung bewirkt. Fast alle Untersucher, die diese Theorie der Saugpumpe bestätigen wollten, glaubten, irgendwie einen negativen Ventrikeldruck nachweisen zu müssen (alte Literatur findet sich in der Arbeit von Böhme zusammengestellt). Somit wäre also aktive Diastole = negativer Ventrikeldruck (Hochrein). Wie Hochrein sehr treffend bemerkt, scheint durch den Streit um den negativen Ventrikeldruck der Blick von dem Kern der ursprünglichen Fragestellung abgelenkt worden zu sein. Dieser Kern war die Frage: Welcher Funktionsmechanismus am Herzen bewirkt die Ansaugung auf

den venösen Kreislaufschenkel? Die aktive Erweiterung der Diastole mit dem negativen Ventrikeldruck war nur eine Möglichkeit. Die andere Möglichkeit, die Ansaugung durch einen systolischen Mechanismus zu erklären, wurde lange Zeit nicht in Erwägung gezogen.

Es ist das Verdienst des Grafen Spee, den Mechanismus der systolischen Saugwirkung des Herzens präzis definiert zu haben. Er sieht diesen Mechanismus in der systolischen Bewegung der Kammerbasis in Richtung auf die Herzspitze. Spee prägte auch den Begriff der „Ventilebene“ für die Kammerbasis, die sich wie ein Pumpenkolben hin- und herbewegt. Zu dieser Vorstellung war er auf Grund „theoretischer Betrachtungen des Herzbeutels und seines Inhaltes“ gekommen. Er selbst hat die Verschiebung der Ventilebene wohl nie direkt gesehen. Spee war jedoch nicht der erste, der der Kammerbasis eine solche Funktion zuschrieb. Bereits 65 Jahre vorher hatte Purkinje behauptet, daß sich in jeder Systole die Basis der Spitze nähern würde; dadurch sollte das Blut in die Vorhöfe angesaugt werden. Wenig später konnten sich auch andere Untersucher dieser Meinung anschließen, zum Teil sogar auf Grund eigener Versuche (Valentin 1847; v. Weyrich 1851; Neega 1853). 1872 erläutert Henke an Hand von Versuchen, die er mit Ludwig zusammen durchgeführt hat, diesen Vorgang und verdeutlicht ihn durch zwei schematische Abbildungen, die in umgezeichneter Form noch in neueren Lehrbüchern zu finden sind (Landois-Rosemann). Eigenartigerweise ist hier kein Hinweis über die Bedeutung des systolischen Tiefertretens der Ventilebene zu finden. Es scheint die alte Beobachtung also für lange Zeit völlig in Vergessenheit geraten zu sein; bis Graf Spee durch die Betrachtung der Kammerbasis als „Ventilebene“ von neuem die Theorie zur Diskussion brachte.

Diesen theoretischen Überlegungen folgten dann Versuche von Benninghoff und Nitzschke, die an der Larve des Teichmolches und am Hühnerembryo die Bewegung der Ventilebene bewiesen. Auch durch eine Reihe anderer Untersucher wurde im Tierversuch die Bewegung der Ventilebene dann nachgewiesen (Böhme an der Katze; Brednow am Hund). Benninghoff, Böhme, Nilson und Kramer konnten außer der Beschreibung der Tatsache der Ventilebenenverschiebung auch bereits Aussagen machen über die systolische Förderwirkung der Kam-

merbasis. Benninghoff hatte die systolische Beschleunigung des Zustroms zum Vorhof bei den durchsichtigen Molchlarven deutlich verfolgen können. Böhme stellt in beiden Hohlvenen synchron mit der Ventrikelsystole eine rhythmisch auftretende Beschleunigung des Venenblutes fest. Er benützt zur Röntgendarstellung dieses Vorganges kleine Jodöltropfen, die in eine Vene injiziert werden. Kramer und Nilson fanden bei der Registrierung der Stromvolumenpulse in den herznahen Venen beim Hund einen systolischen, wie auch einen diastolischen Strompuls. Der systolische wird mit der Förderwirkung der Ventilebene in Zusammenhang gebracht.

Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung ist es, die Verformungen der Kammerbasis bei der Verschiebung der Ventilebene am menschlichen Herzen zu analysieren.

Über die Bewegungen der Ventilebene beim Menschen ist bisher eigentlich nur die Tatsache als solche bekannt, nicht aber die Einzelheiten dieses Bewegungsmechanismus.

Die Röntgenologen haben Fälle mit verkalkten Klappenringen beschrieben, bei denen sie die Bewegungen der Kalkschatten herzspitzenwärts vor dem Schirm verfolgen konnten. Ähnliche Beobachtungen wurden mit Herzsteckschüssen gemacht und schließlich konnten im Kymodensogramm (Böhme und Stumpf) die Bewegungen der Vorhofkammergrenze nachgewiesen werden.

So berichtet Saul 1932 über einen röntgenologisch nachweisbaren verkalkten Klappenring der Mitrals und stellte eine systolische Bewegung mit abwärtsgerichteter Komponente fest (zit. n. Böhme).

Sosmann und Worsika berichten über 30 Fälle von verkalkten Klappenringen in der amerikanischen Literatur. Über Verkalkungen der venösen Ostien berichten auch Parade und Kuhmann (1933). Auch sie konstatieren lediglich die systolische Bewegung der Kalkschatten. Baumann stellt an Hand von 7 Fällen von verkalkten Klappenringen fest, daß die Herzbasis erheblich größere Bewegungen ausführt als die Herzränder. Auch Böhme untersuchte ähnliche Fälle und konnte das Ausmaß der systolischen Verschiebung mit etwa 2 cm angeben.

Gleichzeitig stellte er fest, daß die systolische Bewegung herzspitzenwärts schneller vor sich geht als die diastolische Rückbewegung.

Steffens berichtet 1929 über einen Herzsteckschuß in der Vorhofwand in der Nähe der Kranzfurche und sieht diesen synchron mit der Systole Bewegungen auf die Herzspitze zu ausführen. Auch er gibt das Ausmaß der Bewegung mit ca 2 bis 3 cm an. 1943 gelang es Naumann röntgenkinematographisch einen Granatsplittersteckschuß, der in der Gegend des Mitralostiums im Vorhofkammerseptum saß, zu verfolgen. Auch er fand eine ausgeprägte systolische Wanderung des Granatsplitterschattens gegen die Herzspitze.

Stumpf beschreibt 1928 als erster an Hand densographisch ausgewerteter Kymogramme alternierende Dichtigkeitsunterschiede im Inneren des Herzschattens, die er als Ausdruck der Bewegung der Ventilebene auffaßte (zit. nach Böhme).

Böhme konnte mit senkrecht zur Ventilebene stehendem Raster Kymogrammaufnahmen des Herzens machen, auf denen er die Bewegungen der Ventilebene nachwies.

Anlässlich einer Demonstration vor der Marburger Medizinischen Gesellschaft über „Kontrastblutdarstellungen des Herzens“ durch Herrn Prof. Janker sahen wir erstmalig, besonders an seinem sogenannten Dextrogramm (Darstellung der Binnenräume des rechten Herzens), direkt im Film die systolische Bewegung der Ventilebene herzspitzenwärts beim Menschen.

Aus dieser Zusammenstellung der Arbeiten anderer Autoren wird ersichtlich, daß die in der Literatur zu unserer Fragestellung, der Verformung der Kammerbasis beim Menschen, gemachten Beobachtungen recht spärlich sind. Das mag wohl in der Schwierigkeit begründet sein, das schlagende menschliche Herz der direkten Beobachtung zugänglich zu machen. Außerdem ist aber die Herzaktion ein recht schneller Bewegungsvorgang, den man mit dem bloßen Auge vor dem Röntgenschirm in Einzelheiten nicht erfassen kann. Man muß dazu Zeitlupenaufnahmen machen. Das gelingt technisch bei den verkalkten Klappenringen nicht, da die Kontrastunterschiede von Herzschatten und verkalktem Klappenring zu gering sind.

Wohl gibt uns die Kontrastblutmethode von Janker über die inneren Verformungen des Ventrikels Aufschluß. Dagegen erfordert die Beobachtung der äußeren Verformung des Herzens bei geschlossenem Thorax die Entwicklung einer besonderen Untersuchungsmethode.

Alle Untersucher berichten also im wesentlichen nur die Tat-

sache der Verschiebung, ohne daß sie in der Lage gewesen wären, mit den von ihnen angewandten Methoden die Bewegung der Kammerbasis und ihr formhaftes Verhalten näher zu analysieren.

B. Hauptteil

Die Tatsache der Bewegung der Ventilebene beim Menschen ist in der Literatur also bereits bekannt.

Ich möchte nun die Einzelheiten dieses Bewegungsmechanismus der Kammerbasis analysieren und soweit möglich durch vergleichende Messungen präzisieren. Einer solchen quantitativen Analyse bieten sich 3 Möglichkeiten:

1. Untersuchungen am geschlossenen Thorax durch kinematographische Analyse der epigastrischen Pulsation.
2. Untersuchungen an der Oberfläche des freiliegenden Herzens (Pericardektomie).
3. Untersuchung der Verformung des Raumes unter den Klappen (Ventralbinnenraum) mit Hilfe der Jankerschen Kontrastblutmethode.

1. Untersuchungen am geschlossenen Thorax durch kinematographische Analyse der epigastrischen Pulsation

Hasselwander hatte in seiner Arbeit „Über die Gestalt des Zwerchfells und die Lage des Herzens“ darauf aufmerksam gemacht, daß bei Menschen mit asthenischem Habitus das Herz inspiratorisch weit in das Epigastrium herabsteigt. Diese Erscheinung ist bedingt durch das inspiratorische Tieftreten des Centrum tendineum des Zwerchfells. Hierbei klappt die Pars sternalis des Zwerchfells regelrecht nach unten um, so daß das Herz tatsächlich mit seiner Vorderfläche, also dem rechten Herzen, der vorderen Bauchwand anliegt. Hier im epigastrischen Winkel soll man dann die Pulsationen des rechten Vorhofs und der rechten Kammer unterscheiden können. Wenn also Vorhof und Kammer einer direkten Untersuchung zugänglich sind, so muß auch die Grenze zwischen beiden, die Kranzfurche, zu finden sein. Ihre systolische Verschiebung müßte also direkt untersucht werden können.

Material und Methode

Mir stand ein 23-jähriger Medizinstudent zur Untersuchung zur Verfügung, der das Hasselwandersche Phänomen fast noch

deutlicher zeigte als die von Hasselwander selbst aufgeführten Beispiele. Bei dem Betreffenden ist der epigastrische Winkel im Exspirium ganz spitz (Abb. 1). Inspiratorisch öffnet er sich jedoch weit. Ein querstehender Wulst hebt sich deutlich als obere Begrenzung des Zwerchfells ab (Abb. 1 Z). Die unter den

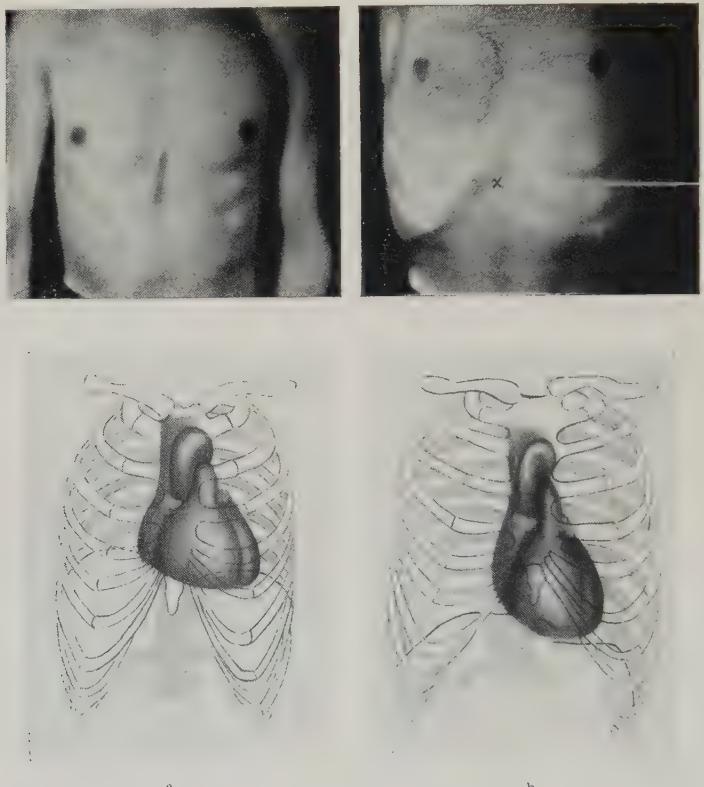


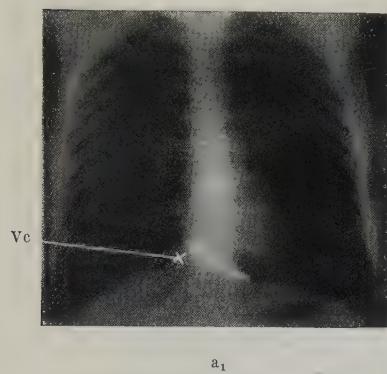
Abb. 1. a) Thorax im Exspirium; b) Thorax im Inspirium. Der epigastrische Winkel ist weit geöffnet. Die obere Begrenzung des Zwerchfells hebt sich als deutlicher Querwulst ab (Z). Die unter die Außenaufnahmen gezeichneten Röntgenpausen zeigen die jeweile Lage des Herzens zum epigastrischen Winkel.

Thoraxaufnahmen umrissenen Skizzen kennzeichnen die Lage des Herzens zum epigastrischen Winkel. Die Skizzen wurden nach den dazugehörigen Röntgenpausen angefertigt.

Hierzu dienten Röntgenaufnahmen der Versuchsperson im Inspirium und Exspirium. Die Konturen der vorderen Rippenbögen und als Scheitel des epigastrischen Winkels der Proc. ensiformis waren durch Bleimarken bei der Aufnahme markiert.

Das Herz tritt inspiratorisch tatsächlich weit in die epigastrische Region herab. Eine Photomontage macht das deutlich (Abb. 2 b).

Von der Versuchsperson wurden im Inspirium synchron 1. eine Röntgen- und 2. eine Leicaaufnahme (Abb. 2 a) des äußeren Thorax gemacht. Von diesen beiden Aufnahmen stellte

a₁a₂

b

Abb. 2. a₁ = das inspiratorische Röntgenbild des Thorax mit der Markierung des epigastrischen Winkels; a₂ = das dazugehörige gleichzeitig aufgenommene Photo der äußeren Thoraxwand; b = aus den Abb. a₁ und a₂ hergestellte Photomontage

ich durch Umkopieren und Vergrößern Diapositive her, die hinsichtlich ihres Schwärzungsgrades so abgestimmt waren, daß beide, aufeinandergelegt und zusammengeklebt, das Negativ für die Photomontage ergaben (Abb. 2 b).

Auf dieser ist deutlich der epigastrische Winkel zu erkennen, ferner der Rippenbogen, die Herzsilhouette und die obere Kontur des Zwerchfells. Daß auch der rechte Vorhof im epigastrischen Winkel erscheint, ist eindeutig durch das Sichtbarwerden der Vena cava caudalis in ihm feststellbar.

Da wir aber vor dem eigentlichen Versuch die alternierenden Pulsationen des rechten Vorhofs und der rechten Kammer objektiv nachweisen wollten, gingen wir dabei in folgender Weise vor. Mit dem EKG-Mehrfachschreiber registrierten wir synchron auf einem Streifen die Kardiogrammkurven (Herzstoßkurven) des Vorhofs und der Kammer. Die Ableitung geschah durch 2 Marrey'sche Kapseln. Eine Kapsel wurde über der durch Palpation festgestellten Vorhofsregion und die andere über der Vorderfläche der rechten Kammer fixiert. Wir verwandten gleichlange und gleichkalibrige Lufttransmissionsschläuche, die an den EKG-

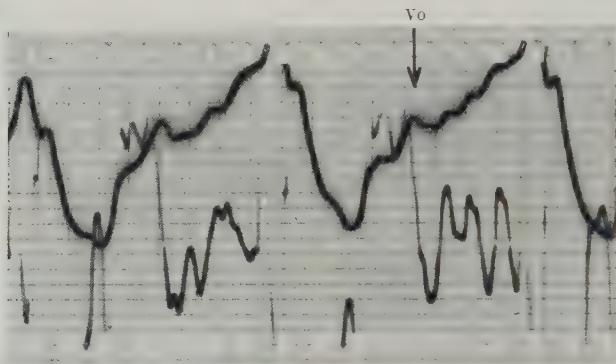


Abb. 3. Gleichzeitige Ableitung des Kammerkardiogramms und des Vorhofkardiogramms. Kammer = stark ausgezogene Kurve; Vorhof = schwach ausgezogene Kurve; Vorhoftacke fällt in beiden Kurven zusammen Vo.

Schreiber angeschlossen wurden. Dieser registrierte jetzt natürlich kein EKG, sondern die Herzstoßkurven (Kardiogramme) des rechten Vorhofs und der rechten Kammer, wie es Abb. 3 zeigt. Die stark gezeichnete Linie entspricht der Kardiogrammkurve der rechten Kammer, die dünne der Kardiogrammkurve des rechten Vorhofs. Der Abb. 3 können wir entnehmen, daß die Vorhoftacke im Vorhofskardiogramm (Vorhoftystole) mit der Vorhoftacke (Vo) des Kammerkardiogramms zusammenfällt. Den Kurventeil bei Vo sieht Frey als die Auswirkung der Vorhoftystole auf die Kammer an. Die Zacke Vo bezeichnet er deshalb als Vorhoftacke. Sie ist besonders ausgeprägt in der Herzstoßkurve, die nahe der Herzbasis abgeleitet werden kann. Wir haben durch den Mehrfachschreiber wirklich Vorhof und Kammer getrennt, aber synchron ableiten können. Das sollte unter Beweis gestellt werden.

Auf dieser Basis kann die eigentliche Untersuchung über die Bewegung der Ventilebene am geschlossenen menschlichen Thorax aufbauen.

Methodisch ging ich folgendermaßen vor: In einer Linie, die in Richtung der Herzachse über den rechten Vorhof und die rechte Kammer der Versuchsperson läuft, wurden auf die Haut der epigastrischen Region schwarze Korkwürfelchen (Kantenlänge 5 mm) mit Gummilösung aufgeklebt (Abb. 4 schwarze Punktreihe). Vor dem Thorax ist ein Meßbalken angebracht, der an den Rippen fixiert ist (Abb. 5). Mit einer Filmkamera nahmen wir



Abb. 4. An der vorderen Bauchwand wurden in Richtung der Herzachse kleine Korkwürfelchen aufgeklebt. Die Abbildung zeigt die Lage der Korkwürfelchen.

die Würfelchen zusammen mit dem Meßbalken tangential zur vorderen Brustwand auf. Der Objektabstand betrug dabei 50 cm. Die Kamera befand sich also vor und oberhalb der linken Schulter (Abb. 6). Die Aufnahmerichtung kennzeichnet der Pfeil in Abb. 6. Die einzelnen Filmbildchen, die jeweils zu einer ganzen Herzrevolution (Systole und Diastole) gehören, wurden alle im gleichen Maßstab vergrößert. Den jeweiligen Abstand der Würfel von der Meßlinie (a in Abb. 5) maßen wir mit der Schublehre auf jedem einzelnen Filmbild aus und stellten dies graphisch dar. Die Abstände der Punkte von der Meßlinie verändern sich natürlich während der Herzaktion dauernd und geben so, hintereinander in ein Koordinatensystem aufgetragen, Kardiogrammkurven.

So erhielten wir von jedem Würfel seine eigene Herzstoßkurve. (Kardiogramm im engeren Sinne bedeutet eigentlich die Registrierung

des Herzspitzenstoßes. Der Begriff wird aber auch weiter gefaßt, so daß jede äußerlich registrierbare Herzpulsation als Kardiogramm bezeichnet wird. Man spricht so z. B. von einem Kardiogramm des rechten Ventrikels, der Herzbasis und des Vorhofs.)

Diese Kurven trugen wir übereinander in ein gemeinsames Koordinatensystem ein.

Die auf die Haut geklebten Würfelchen machen natürlich nur Bewegungen in sagittaler Richtung, weil sich die Herzvorderfläche im Pericard gegen die Innenfläche der Brustwand verschiebt. Sie machen keine Lateralbewegungen. Somit kann sich

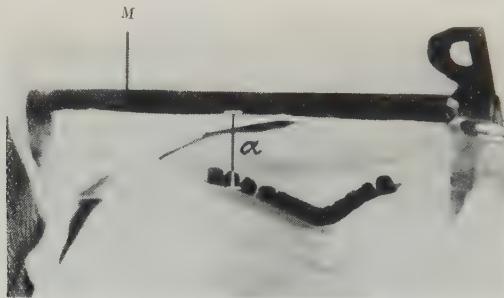


Abb. 5. Die Lage der Korkhütchen zum Meßbalken (*M*). Die Aufnahme entspricht den ausgewerteten Filmbildchen. *α* = Abstand der Basis der Würfel vom Meßbalken

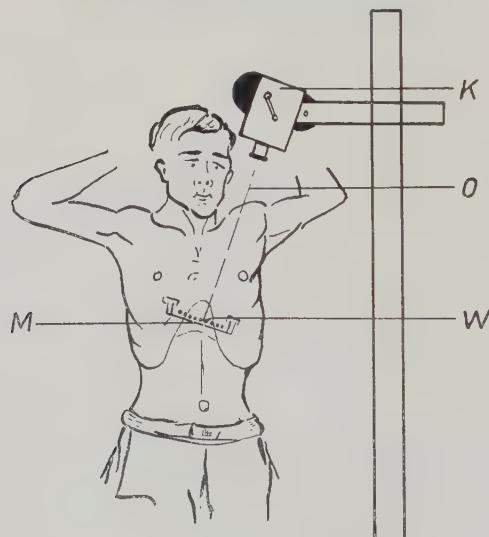


Abb. 6. Versuchsanordnung und Aufnahmegerät. Die Kamera befindet sich vor und oberhalb der linken Schulter der Versuchsperson. *K* = Kamera; *O* = Objektivabstand; *W* = Korkwürfel; *M* = Meßbalken

die spitzenwärts gerichtete Bewegung der Kranzfurche entlang unserer Meßlinie nicht durch Wanderung einzelner Würfel spitzenwärts deutlich machen.

Die Kammergrenze wandert vielmehr, direkt nicht sichtbar, hinter dem Vorhang der Bauchwand hin und her. Man kann das vielleicht vergleichen mit dem Hin- und Herlaufen der Bühnenarbeiter hinter dem geschlossenen Vorhang bei Scenenwechsel. Sind die Bühnenarbeiter wegen der Staffage gezwungen, sich dicht am Vorhang vorbeizudrücken, so erkennt man nur an den Sagittalbewegungen des Vorhangs, wo sich die Arbeiter gerade befinden. Genauso verhält sich die Ventilebene, d. h. die vordere Kranzfurche. Sie wandert hinter den Markierungswürfeln hin und her, während sich die auf die Haut geklebten Würfel nur in sagittaler Richtung vor- und zurückbewegen.

Wo und in welchem Ausmaß sich die Ventilebene bewegt, können wir nur aus der registrierten Sagittalbewegung der Würfel berechnen. Da mit der systolischen Wanderung zur Herzspitze auch eine konzentrische Einschnürung der Basis einhergeht, muß der Stand der Kranzfurche jeweils durch die relativ größte Entfernung des vor ihr liegenden Würfels vom Maßbalken gekennzeichnet sein. Da die konzentrische Einschnürung der Basis am Ende der systolischen Bewegung am stärksten ist, gibt der Würfel mit der absolut größten Sagittalbewegung den Stand der Ventilebene am Ende der Systole an.

Der diastolische Stand der Ventilebene ist nach unserer Auffassung mit Wahrscheinlichkeit bei dem Würfel zu suchen, dessen Kardiogrammkurve das Überwiegen des Kammertyps des Kardiogramms zeigt, weil nicht mehr nur der Vorhof, sondern jetzt auch die Kammer die Form der Kurve bestimmt.

Zwischen diesem Würfel und dem letzten Würfel mit einer Kardiogrammkurve vom reinen Vorhofstyp ist der Ort, den wir bei der Ausmessung als den diastolischen Hochstand der Ventilebene festgelegt haben.

Wir haben also 2 Würfel herausgefunden, deren Abstand von einander uns die Projektion der Verschiebung der Kranzfurche auf die vordere Bauchwand wiedergibt. Davon mußten wir hinter dem einen Würfel den diastolischen Hochstand und bei dem anderen den systolischen Tiefstand der Kammerbasis annehmen.

So wurde das Ausmaß der Ventilebenenverschiebung rechnerisch ermittelt. Ihre Bewegung beträgt auf die vordere Bauchwand projiziert etwa 12—15 mm.

Die epigastrische Pulsation im Hasselwander'schen Sinne hat uns so durch die Haut hindurch die Bewegungen der vorderen Kranzfurche erkennen lassen.

Der nächste Schritt war nun der, zu untersuchen, ob sich bei stärkerer Herzbelastung, also bei größerem Schlagvolumen, auch der Hub der Ventilebene vergrößert. Straub hatte das auf Grund seiner Beobachtungen vor dem Röntgenschirm gefolgert. Das kann entweder durch ein noch größeres systolisches Tiefertreten oder durch einen größeren diastolischen Hub bewirkt werden.

In der gleichen Versuchsanordnung machte nun dieselbe Versuchsperson zwanzig kräftige Kniebeugen. Anschließend nochmalige Filmaufnahmen. Die Auswertung geschah in der gleichen Weise.

Den Stand der Ventilebene am Ende der Systole vor und nach der Belastung markiert der gleiche Würfel. Das Ergebnis scheint die erste Möglichkeit, daß nämlich die Ventilebene bei größerem Schlagvolumen systolisch noch tiefer tritt, auszuschließen. Der diastolische Hochstand ließ sich im Belastungsversuch nicht mehr ermitteln, weil kein Würfel mehr eine Kardiogrammkurve vom reinen Vorhofstyp zeigte. Die Ventilebene war jetzt wohl in der Diastole unter dem Rippenbogen verschwunden.

Es tritt also die Ventilebene bei der Belastung des Herzens spitzenwärts nicht tiefer; es ist aber wahrscheinlich, daß sie in der Diastole vorhofwärts höher tritt. Die Entscheidung hierüber kann durch unsere Methoden am menschlichen Herzen nicht gefällt werden; hier sind nur Rückschlüsse aus dem Tierversuch möglich, die unten beschrieben werden.

2. Untersuchungen an der Oberfläche des freiliegenden Herzens (Pericardektomie).

(Die äußeren Verformungen der rechten Kammerbasis in Systole und Diastole)

Die Untersuchungen, über die im folgenden berichtet wird, zeigen uns die Bewegungen der Kranzfurche und der Herzvorderwand bei eröffnetem Pericard.

Durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr Zenker, dem Direktor der chirurgischen Universitätsklinik in Mar-

burg, wurde mir die Möglichkeit gegeben, bei 4 Pericardektomien das operativ freigelegte Herz zu filmen.

Mit Hilfe steriler, weißer quadratischer Gummiplättchen konnte ich die Vorderfläche des rechten Ventrikels markieren und für die spätere Auswertung des Filmes untergliedern. Abb. 7 gibt schematisch die Lage der Gummiplättchen an der Herzvorderfläche wieder.

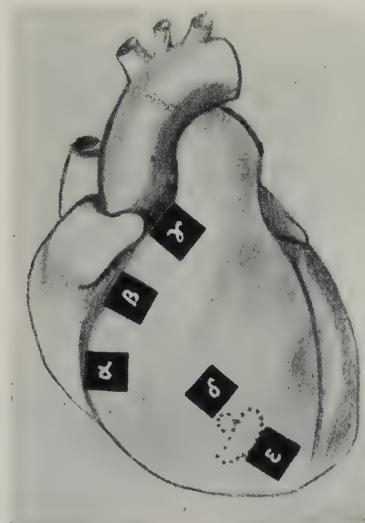


Abb. 7. Vorderfläche des Herzens. Schematisch angegeben die Lage der sterilen Gummiplättchen (α — ϵ). Punktiert = Fußpunkt des vorderen Papillarmuskels.

Auf 16 mm Umkehrmaterial filmten wir mit einer Siemens-schmalfilmkamera im 24-iger und 64-iger Gang. Der Abstand der Kamera vom Herzen betrug ca. 1 m.

Bei der Auswertung wurden die einzelnen Filmbildchen stark vergrößert, die Mittelpunkte der oben erwähnten quadratischen Marken als Schnittpunkte ihrer Diagonalen ermittelt und zusammen mit der Herzkontur auf Transparentpapier gepaust.

Als Fixpunkte für die richtige Orientierung dienten in jedem Filmbild festliegende Marken des Operationsfeldes, in diesem Falle Wundhaken, die ebenfalls mit durchgepaust wurden.

Diese Transparentpausen wurden nun wieder so übereinander-gezeichnet, daß jeweils das Filmbildchen, das den Beginn einer neuen Bewegung anzeigen und das Bildchen, das das Ende dieser Bewegungsphase darstellte, in einer Zeichnung zusammengefaßt

wurden. Durch diese Kombination der Pausen lassen sich die Bewegungsabläufe gut studieren (Abb. 8).

Eine ganze Herzaktion (Systole und Diastole) umfaßt die Filmbilder 1—39 (Abb. 8 a—d).

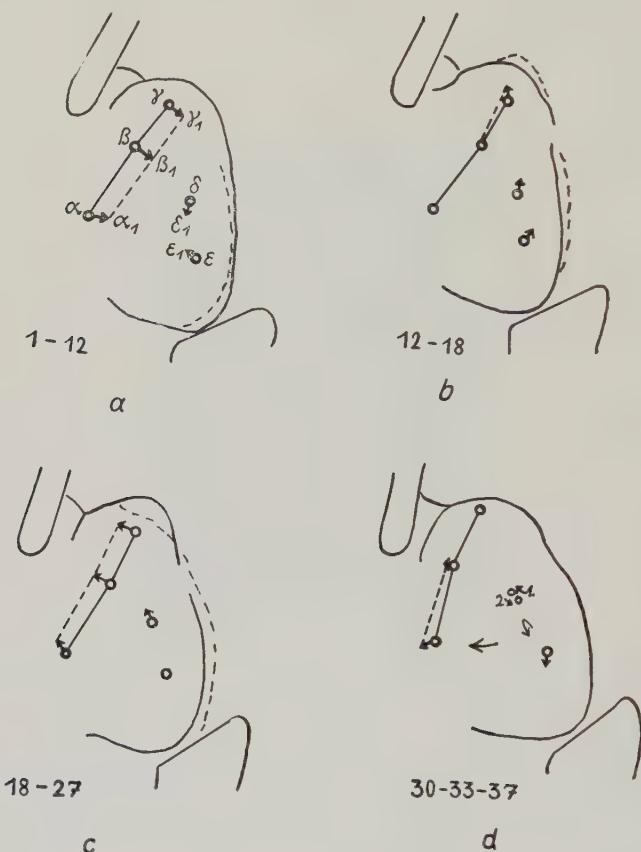


Abb. 8. Zusammengezeichnete Filmpausen, die die Bewegungsabläufe durch Pfeile wiedergeben. Die Zahlen bedeuten die Nummern der Filmphasenbilder, die jeweils zusammengepaust wurden. Die umrissenen Wundhaken (H) dienten als Orientierungsmarken für die Pausen.

Filmbild 1 beginnt mit dem höchsten Stand der Ventilebene bei Kammerdiastole. Bis Bild 12 dauert die systolische spitzewärts gerichtete Wanderung der Ventilebene.

Die Ventilebene, in Abb. 7 und 8 a durch α , β , γ gekennzeichnet, wandert im Sinne der Pfeile nach α_1 , β_1 , γ_1 .

Außer dem eigentlichen Tiefertreten der Ventilebene wird besonders die leicht konvergente Bewegung von Marke α und

Marke γ deutlich, durch welche die Einschnürung des Vorhofkammerostiums zum Ausdruck kommt. Um die Bewegungen der übrigen Vorderfläche des rechten Ventrikels zu analysieren, wurden noch zwei Marken δ und ε (Abb. 7) weiter spitzenwärts gesetzt. Diese Marken liegen $1\frac{1}{2}$ Querfinger links von der Interventrikularfurche, also über der Austreibungsbahn (Krehl) des rechten Ventrikels nahe seiner Grenze zum Einströmungsteil (Ventriculus proper [Krehl]). Diese Marken bewegen sich in dem gleichen Zeitabschnitt, zwischen Bild 1 und 12, im Sinne der angegebenen Pfeile. Wir deuten dieses sich Entfernen der Marken von der Interventrikularfurche als eine Blähung, die der Austreibungsteil während der Anspannungszeit erleidet. Durch das Herabtreten der Ventilebene gleichzeitig mit der konzentrischen Kontraktion des Einströmungsteils ist also das Blutvolumen in der rechten Kammer aus ihrem Einströmungsteil in den Austströmungsteil verschoben worden. Die Grenze zwischen Einströmungsteil und Austreibungsteil wird durch die Crista supra-ventrikularis und die Trabecula septomarginalis gebildet. Brandt nennt die das Ostium bulbi umfassenden Muskelzüge Sphincter bulbi.

Das Blut hat sich somit mit seiner Hauptmasse in die Austreibungsachse vor der Pulmonalis eingestellt. Gleichzeitig hat sich auch das Blutvolumen mehr abgekugelt.

Es findet demnach auch in der Anspannungszeit, die ja durch eine isometrische Kontraktion des Ventrikels charakterisiert sein soll, in Wirklichkeit eine Blutverschiebung, allerdings nur innerhalb des Ventrikels, statt.

Ist diese Annahme richtig, dann wäre man berechtigt, die Windkesselfunktion der Pulmonalis über den Conus bis in den Austreibungsteil des rechten Ventrikels auszudehnen, weil durch die Kontraktion des Einströmungsteils (ventriculus proper) das Blut in den Austreibungsteil verschoben wird und seine Wände dadurch gespannt werden.

Bild 12—18 (Abb. 8 b) stellt als zweite Phase die eigentliche Austreibungsphase dar. Der spitzenwärts vor dem Konus gelegene Austreibungsteil, der in der eben geschilderten Phase gedehnt worden war, kontrahiert sich jetzt. Der neben der Wurzel der A. pulmonalis gelegene Kranzfurchenabschnitt (Punkt γ in Abb. 7) wird in dieser Zeit der Systole wieder vorhofswärts gedrängt und der Austreibungsteil von der Spalte her in Richtung

auf den Konus entleert, wie die Marken δ und ε durch ihre Bewegungen anzeigen.

In der nun folgenden Diastole (Abb. 8 c, Bild 18—27) schnellt zunächst der Mittelteil der Ventilebene nach oben, also von Punkt β_1 nach β in die Ausgangslage. Damit streckt sich die Kammer wieder. Welche Faktoren das bewirken, soll später diskutiert werden, da wir darüber allein aus den Filmpausen nichts aussagen können.

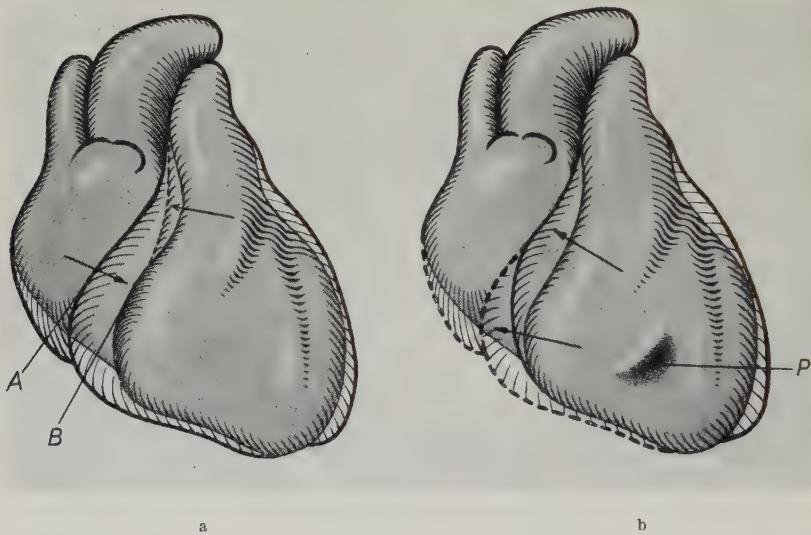


Abb. 9. Aus den Pausen in Abb. 8 entwickelte plastische Skizze.
a) zeigt die systolischen Veränderungen; b) die diastolischen Verformungen. Das dunkle systolische Herz ist jeweils in das helle diastolische eingezzeichnet.

A = diastolischer Stand der Ventilebene; B = systolischer Stand der Ventilebene.

Der obere Pfeil in a) bezeichnet den Kranzfurchenabschnitt, der der Pulmonaliswurzel benachbart ist. Der untere Pfeil in b) zeigt die Bewegungsrichtung des zwerchfellnahen Ventilebenenabschnittes; der obere Pfeil deutet auf den Mittelabschnitt der Ventilebene. P = Einziehung über dem Fußpunkt des vorderen Papillarmuskels.

Ganz kurz vor Beginn der neuen Systole zeigt sich nun etwas sehr Interessantes.

Der zwerchfellnahe Abschnitt der Ventilebene wird deutlich sichtbar nach oben gerissen (Abb. 8 d), während synchron damit auf der Vorderfläche des rechten Ventrikels eine kleine Einziehung deutlich wird (Abb. 9 b P). Es ist dies die Stelle des Fußpunktes des vorderen Papillarmuskels.

Diese Vorgänge soll die plastische Skizze (Abb. 9) noch einmal übersichtlicher darstellen.

Durch die äußerste Konturlinie wird die diastolische Form in beiden Abbildungen gekennzeichnet, während die systolische Form durch dunkle Tönung wiedergegeben ist. Abb. 9a zeigt das systolische Tiefertreten der Ventilebene in der Anspannungsphase (unterer Pfeil) und die Verbreiterung des Conus in der Austreibungsphase (oberer Pfeil).

Abb. 9b zeigt das zweiphasische diastolische Hochsteigen der Ventilebene, beginnend mit dem Mittelabschnitt (oberer Pfeil) und abgeschlossen durch das Hochtreten des zwerchfellnahen unteren Kranzfurchenabschnittes (unterer Pfeil) synchron mit der Einziehung bei *P*.

Der Fußpunkt des Papillarmuskels ist gleichzeitig die Stelle, die Schäfer als den „Quellpunkt der Erregung“ bezeichnet.

Ehe wir die hier gewonnenen Befunde diskutieren, möchte ich zur Vervollständigung auf die inneren Verformungen des Ventrikels, besonders des Raumes unter den Segelklappen, eingehen.

3. Untersuchung des Raumes unter den Klappen (Ventrikelbinnenraum) mit Hilfe der Jankerschen Kontrastblutmethode

Herr Professor Janker hatte die Freundlichkeit, uns seinen Röntgenkontrastblutfilm eines 16-jährigen und eines 4-jährigen Patienten zur Auswertung der Verschiebung der Ventilebene zur Verfügung zu stellen. Methodisch gingen wir wie im vorigen Abschnitt beschrieben vor. In diesem Falle war ja die innere Kontur des rechten und linken Ventrikels durch das Kontrastblut dargestellt.

Aus dem Filmstreifen wurde immer eine volle Herzaktion (Systole und Diastole) herausgeschnitten und jedes einzelne Filmblatt auf 9×12 cm vergrößert. Von allen Einzelbildern wurden wieder Pausen auf Transparentpapier angefertigt und die Ventrikelkonturen nachgezeichnet.

Janker nennt die Kontrastblutdarstellung der Binnenräume des rechten Herzens „Dextrogramm“, die des linken Herzens „Laevogramm“.

Im „Dextrogramm“ (Abb. 10) finden wir die bei den pericardektomierten Herzen an der Außenfläche erhobenen Befunde bestätigt.

1. Systolische Bewegung der Ventilebene herzspitzenwärts von der punktierten Kontrastschattenkontur zur gestrichelten

und konzentrische Einschnürung des atrioventrikulären Ostiums im Sinne des oberen Pfeils;

2. dabei Verschiebung des Kontrastschattens in den Austreibungsteil (von der gestrichelten zur punktierten Linie), der sich leicht ausbaucht; dies deutet der Pfeil an. In der gleichen Abbildung ist zwischen der dünn ausgezogenen Kontur und der dicken Kontur die Kontraktion des Ausströmungsteils des rechten Ventrikels markiert, während der Einströmungs-

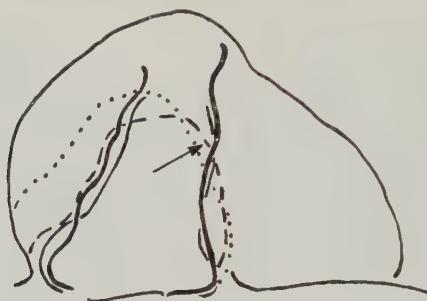


Abb. 10. Pausen der Filmbildchen des Dextrogramms übereinander gezeichnet. Die Linien kennzeichnen den jeweiligen Umriß des Kontrastschattens im Ventrikel.

Filmphasenbild	1 (Diastole-präzystolisch)
8
15	—
28	— (Systole)

teil noch immer kontrahiert bleibt. Er zeigt daher keinen Kontrastschatten.

3. Das Blutvolumen hat sich jetzt mit seiner Achse in die Ausströmungsrichtung eingestellt. Der Kontrastschatten reicht bis in die Pulmonalis. Damit endet die Austreibungsphase. Die Pulmonalklappen schließen sich. Jetzt folgt die diastolische Phase.

Der Anfang der Diastole kennzeichnet sich im Dextrogramm durch ein Wandern des Kontrastblutes aus dem Konus rückläufig in den Einströmungsteil. Es handelt sich sicher allein um das nach beendeter Austreibung im Ventrikel verbliebene Restblut, da der Kontrastblutschatten des Vorhofs und des Ventrikels noch getrennt sind. Das bedeutet also, daß unmittelbar vor Öffnung der Tricuspidalis der Einströmungsteil durch das aus dem Conus rückschnellende Restblut entfaltet wird. Diese Blutverschiebung stellt sich in Abb. 11 dar. Der horizontal schraffierte Kon-

trastschatten zeigt zunächst noch einmal die Austreibungsphase. Der senkrecht schraffierte Schatten die Entfaltung des Einstromungsteils.

Am „Laevogramm“ ist das systolische Tieferetreten der Ventilebene nur in sehr geringem Ausmaß nachweisbar. Der Abschnitt der Vorhofkammergegrenze des linken Herzens, der dem Zwerchfell am nächsten liegt, zeigt praktisch überhaupt keine Verschiebung. Dagegen stellt der Teil unter dem linken Herzohr den Ab-



Abb. 11. Pendeln des Restblutes vom Konus
zur erschlafften Basis.
Filmphasenbild 28 = (Systole)
30 ||| (prädiastolisch; Klappen noch nicht
geöffnet)

Abb. 12. Laevogramm
Filmphasenbild 1 (Diastole)
4 ——
7 ——
9 — (Systole)

schnitt der Vorhofkammergegrenze des linken Ventrikels dar, der die relativ größten Exkursionen macht.

Deutlich ist wieder die Einschnürung des subbasalen Kammerabschnittes, der unter dem atrioventrikulären Ostium gelegen ist (Abb. 12).

In Analogie zum rechten Ventrikel, wo dieser Mechanismus viel übersichtlicher ist, können wir auch beim linken Ventrikel während der Anspannungszeit von einer Einstellung des Blutvolumens in die Richtung der Aortenausflußbahn sprechen.

Zwischen a und b in Abb. 12 ist der Einstromungsteil des linken Ventrikels zu suchen, der hier oben und lateral von der Aortenausflußbahn gelegen ist. Heckmann konnte mit seiner Methode auch ein systolisches Alternieren zwischen Ein- und Ausstromungsteils feststellen.

Aus diesen Befunden geht zunächst einmal hervor, daß am rechten Ventrikel große Bewegungen der Ventilebene stattfinden, am linken Ventrikel hingegen sind diese Verschiebungen nur minimal. Eine saugende Wirkung der Vorhofkammergrenze beim Menschen wird demnach nur bei rechten Herzen ins Gewicht fallen. Links, wo sich der „Kolben“ nur ganz gering bewegt, ist eine Saugwirkung auf den kurzen venösen Kreislaufschchenkel der Lungen auch nicht erforderlich. Am rechten Herzen ist der Hub des „Kolbens“ über der V. cava caudalis am größten, denn hier muß ja das Blut aus dem ganzen unteren Körperabschnitt hochgesaugt werden.

Studien zum Vergleich der Bewegung der rechten und linken Kammerbasis

Am menschlichen Herzen wird es nicht gelingen, die Bewegungen der Kranzfurche über dem rechten und linken Ventrikel an ein und demselben Patienten zu untersuchen. Operationen, die das Herz von dorsal her freilegen, werden im allgemeinen nicht ausgeführt. Selbst wenn sich die Gelegenheit bieten würde, z. B. bei der operativen Beseitigung einer Aortenstenose, den linken Abschnitt der Ventilebene zu filmen, so würde es beim Menschen nicht möglich sein, anschließend noch den Thorax von vorn zu öffnen, um am selben Herzen die Bewegungsamplituden der vorderen und hinteren Kranzfurche zu vergleichen.

Um die Relation der Verschiebung der Ventilebene über dem rechten und linken Ventrikel am selben Herzen einander gegenüberzustellen, waren wir gezwungen, zum Tierversuch zu greifen.

Methodik

2200 g schwere weibliche Katze. Operation in Chloralose-Curare-Narkose. Sauerstoffüberdruckbeatmung nach Tracheotomie und Intubation. Paravertebrale Resektion der 6. bis 10. Rippe links.

Eröffnung des Herzbeutels. Fixierung des Herzbeutels durch Situationsnähte. Markierung der Vorhofkammergrenze durch Gummiplättchen (Abb. 13). Einführung des Kinotubus und Verschluß des Thorax über demselben. Einregulierung des intrathorakalen Druckes mittels Pumpe. Filmaufnahmen mit Kameraabstand Objektiv-Herz 19 cm; 64-iger und 24-iger Gang. Ende des ersten Operationsabschnittes.

Luftdichter Verschluß der Thoraxwunde im Inspirium zur Be seitigung des Pneumothorax. 30 Minuten Pause.

2. Operationsphase:

Spaltung des Sternum median, Eröffnung des Pericards. Gleiche Kameraanordnung. Filmaufnahmen der rechten Vorhofkammergrenze im selben Abstand. Anschließend Thorax und Wund verschluß. Herztätigkeit noch immer kräftig und regelmäßig.

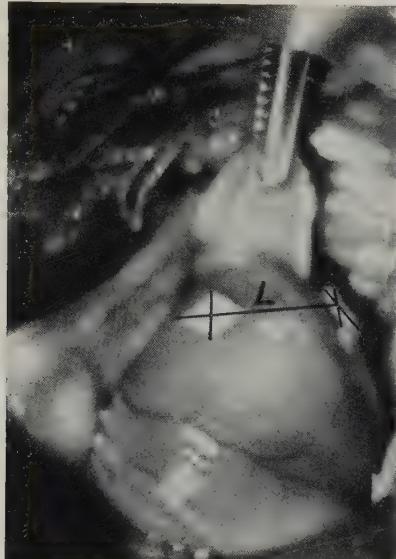


Abb. 13. Katzenherz im Filmtubus von hinten. Hintere Kranzfurche durch weiße Gummiplättchen markiert. Linkes Herzoehr mit der Klemme angehoben. L = Verbindungsline der Markierungspunkte.

Nach 45 Minuten Wiederkehr der selbständigen Atmung. Tötung des Tieres in tiefer Narkose durch 2 ccm Pernocton intracardial. Gesamtoperationsdauer 6 Stunden. Vergrößerung aller Film aufnahmen auf das Doppelte der natürlichen Größe.

Gemessen wird die Verschiebung der Verbindungsline der Markierungsmittelpunkte (Abb. 13 L) gegen den Filmtubusrand als Fixpunkt. Graphische Darstellung der Bewegungskurven der Vorhofkammergrenzen rechts und links.

Diese Linie L entspricht der Vorhofkammergrenze.

E r g e b n i s

Die Bewegungsamplituden der Vorhofkammergrenze am rechten und linken Ventrikel verhalten sich wie 6 zu 3 mm. Der Tier versuch bestätigt die Ergebnisse, die wir mit der Kontrastblut-

methode am Menschen gewonnen hatten. Auch bei der Katze ist also der Hub der Ventilebene am rechten Herzen viel größer wie am linken.

In einem weiteren Experiment war nun versucht worden, die Bewegungen des septalen Abschnittes der Kammerbasis zu analysieren. Methodisch ist wie im vorigen Versuch vorgegangen worden. Nach Eröffnung des Thorax und des Perikards von ventral wurde die V. cava caudalis unterbunden. Um der Lunge noch Blut zuzuführen, wurde die V. cava cranialis und die A. pulmonalis mit Hilfe eines paraffinierten Glas-U-Röhrchens in Form einer Kurzschlußanastomose vereinigt. Der rechte Vorhof und die Vorderwand der rechten Kammer mit der Wurzel des Pulmonalissumpfes wurde dann mit dem Cauter abgetragen.

Das Fixieren der Marken kurz unterhalb der septalen Pulmonalklappe benötigte doch eine so lange Zeit, daß es, bevor die Filmapparatur aufnahmebereit war, nach ca. 10—12 normalen Schlägen des unversehrten linken Ventrikels zum Kammerflimmern und Exitus kam; wohl infolge mangelhafter Lungen durchblutung und Anoxyaemie. Ich kann daher nur berichten, was ich mit den Augen wahrgenommen habe. Die Bewegungen des septalen Abschnittes der Ventilebene waren wesentlich geringer, wie an der vorderen Kranzfurche vor dem Abtragen derselben. Die Amplituden mögen sich wohl im Verhältnis 1:2 verhalten haben.

Bei der Katze weist also die vordere Kranzfurche im Bereich der rechten Kammer die größten Verschiebungen auf. Davon hat wieder der Kranzfurchenabschnitt, der unten nahe dem Zwerchfell liegt, den maximalsten Hub; dieser Basisanteil liegt unmittelbar vor dem Einströmungsgebiet der V. cava caudalis.

Die Bewegungen des septalen Abschnittes der Ventilebene und der hinteren Kranzfurche verhalten sich gegenüber denen der vorderen Kranzfurche etwa wie 1:2.

Beim Menschen ist nach den Kontrastblutdarstellungen die relative Differenz der Bewegung des rechten und linken Vorhofkammerostiums eine wesentlich größere.

Wir führen diesen Unterschied auf die verschiedenen Kreislaufverhältnisse des Vierfüßers und des aufrecht gehenden Menschen zurück. Beim Menschen ist wegen des aufrechten Ganges eine viel größere Saugwirkung des Herzens auf die Venen der unteren Körperhälfte erforderlich wie bei der Katze.

Zusammenfassung der bisherigen Befunde

Es erscheint notwendig, an dieser Stelle alle die Erkenntnisse, die wir bei den bisher aufgezeichneten Untersuchungen gewonnen haben, noch einmal herauszuheben und zusammenzufassen.

Wir beginnen mit dem rechten Ventrikel! Die systolische Bewegung der Ventilebene herzspitzenwärts geht einher mit einer Einschnürung am atrioventrikulären Ostium. Durch die Kontraktion des Einströmungsteils (Ventriculus proper) wird das Blut innerhalb des Ventrikels in den Austreibungsteil verschoben (Anspannungsphase). Dieser kontrahiert sich nun anschließend in der Austreibungsphase fortschreitend von der Spitze zum Conus hin. Der Conus bzw. die Wurzel der A. pulmonalis baucht sich zur Kranzfurche hin aus. Dieser Kranzfurchenabschnitt wird also schon am Ende der Systole wieder nach oben verschoben.

Das diastolische Hochsteigen der restlichen Kranzfurche geschieht zweizeitig. Postsystolisch steigt sofort der Mittelabschnitt der Ventilebene hoch (erste Füllungsphase).

Am Ende der Diastole erkennt man über der Vorderwand des rechten Ventrikels eine Einziehung. Diese ist lokalisiert am „Schäferschen Quellpunkt“. [Wir konnten ihn morphologisch als den Fußpunkt des vorderen Papillarmuskels definieren.] Gleichzeitig mit dieser Einziehung zeichnet sich die letzte diastolische Bewegung der Ventilebene ab, das Hochsteigen des Kranzfurchenabschnittes, der unten dicht am Zwerchfell liegt.

Vielleicht liegt hierin ein aktives Moment in der Diastole. Wir werden unten noch einmal darauf zurückkommen.

So gliedert sich die vordere Kranzfurche (Ventilebene) in drei funktionell verschiedene Abschnitte:

1. Der dem Zwerchfell unmittelbar benachbarte Kranzfurchenabschnitt.
2. Die Mitte der Kranzfurche.
3. Der der Wurzel der A. pulmonalis benachbarte Abschnitt.

Als besonders wesentlich möchte ich zwei Punkte hervorheben:

1. Die Bedeutung des vorderen, zwerchfellnahen Kranzfurchenanteils für die diastolische Füllung und die präsystolische Kontraktion des vorderen Papillarmuskels.
2. Die Unterteilung der rechten Kammer in zwei Abschnitte mit verschiedenen Aufgaben:

den subbasalen Vorkompressionsteil
und den Austreibungsabschnitt zwischen Konus und Spitze.

II. Hypothese über den Kontraktionsablauf am rechten Ventrikel

Aus diesen Befunden haben wir uns eine hypothetische Vorstellung vom Kontraktionsablauf am Ventrikel entwickelt.

Wir sehen in der jeweiligen Dehnung eines Muskelabschnittes die Vorbereitung für die nachfolgende Kontraktion. Es entwickelt sich so das Bild eines abschnittsweise erfolgenden Dehnungsablaufes in der Ventrikelmuskulatur.

Beginnen wir in der Systole mit dem diastolischen Hochsteigen der Vorhofkammergrenze. Hierbei schiebt sich der subbasale Ventrikelmuskelabschnitt über das Blut im Vorhof, nachdem sich unter den Segelklappen aus dem Restblut Wirbel gebildet haben. Dadurch wird der subbasale Abschnitt entfaltet.

Gleichzeitig werden durch das Emporsteigen der Ventilebene mit der Streckung der Kammer die Papillarmuskeln vermittels der Klappe über die Chordae tendineae gedeihnt. Es folgt darauf, noch in der Diastole, die Kontraktion der Papillarmuskeln, die die Ventilebene, insbesondere den zwerchfellnahen (vor der Einflußbahn der V. cava caudalis gelegenen) Kranzfurchenabschnitt über das Blut, das sich unter den Klappen befindet, aktiv hochreißen (Aktives Moment in der Diastole). Das Blut unter den Klappen wirkt dabei als Hypomochlion. Dadurch wird der subbasale Abschnitt noch weiter gedeihnt; seine Kontraktion leitet den Beginn der Systole ein. Dieser „Vorkompressionsabschnitt“ verschiebt, wie oben dargelegt, das Blut in den Austreibungsteil. Dieser erfährt dadurch wieder seine Dehnung. Die Kontraktion des Austreibungsteils beendet die Systole. Die Diastole führt wieder zur Kammerstreckung. So ist der Ring dieser „Dehnungskette“ geschlossen.

III. Experimentelle Beweise zur Sicherung der Hypothese

Wir haben versucht, auf folgendem experimentellen Wege die Richtigkeit unserer Vorstellung zu beweisen.

Im gleichen Operationsverfahren wie bei den schon oben geschilderten Versuchen an der Katze wurde Thorax und Pericard von ventral her eröffnet. Die Vorderfläche der rechten Kammer wurde durch Markierungsblättchen aufgegliedert. Wir setzten drei Versuchsreihen an:

1. Infusion von 30 ccm Kochsalzlösung über die Vena ilica, um die Hubhöhe der Ventilebene bei größerem Schlagvolumen zu untersuchen.
2. Circumscripte, reversible Vereisung des Papillarmuskelfußpunktes, um die Bedeutung des Papillarmuskels für den diastolischen Ventilebenenhub zu ermitteln.
3. Unterbindung beider Vv. cavae, um die Füllungsdehnung der Kammer auszuschalten.

Aufnahmetechnik und Auswertungsmethode wurden beibehalten.

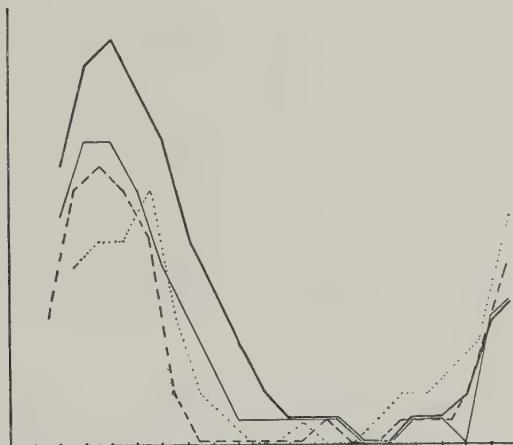


Abb. 14. Bewegung der Ventilebene vor und während der Belastung (Infusion). Unterbrochene Linien: vor der Infusion; ausgezogene Linien: während der Infusion; — zwerchfellnaher Abschnitt der vorderen Kranzfurche; Mittelabschnitt der vorderen Kranzfurche.

1. Infusionsversuch

Die Bewegung der Ventilebene vor und während der Infusion wurde an zwei Punkten gemessen (erster Meßpunkt über der Mitte der vorderen Kranzfurche, zweiter Meßpunkt über dem zwerchfellnahen Kranzfurchenabschnitt). In Abb. 14 zeigen die unterbrochenen Linien die Bewegungen vor der Infusion an; die ausgezogenen Linien die Bewegungen während der Infusion. Der erste Meßpunkt (Kranzfurchenmitte) ist auf der Abbildung durch eine unterbrochene (— —) und eine stark (—) ausgezogene Linie wiedergegeben. Der zweite Meßpunkt (zwerchfellnaher Kranzfurchenabschnitt) durch eine punktierte (....) und eine dünn (—) ausgezogene Linie dargestellt. Die Nulllinie gibt den

systolischen Tiefstand an. Die Nulllinie wurde so gewählt, weil die absoluten Abstände des systolischen Tiefstandes der Marken von den Fixpunkten (Filmtubus und Wundhaken) gleichblieben.

Befunde

Aus den Versuchen geht hervor:

1. Der systolische Stand der Ventilebene vor und nach der Belastung (Infusion) ist der gleiche.
2. Der diastolische Hub der Mitte der Ventilebene vergrößert sich um $\frac{1}{5}$, der des zwerchfellnahen Teils sogar um $\frac{5}{11}$, also praktisch um die Hälfte.

Im Anschluß an diesen Versuch können wir jetzt auch den Befund deuten, den wir bei der Untersuchung der epigastrischen Pulsation bei der Belastung erhoben hatten.

Das größere Schlagvolumen wird durch einen größeren Hub der Ventilebene bewirkt. Sie tritt jedoch systolisch nicht tiefer herab, sondern holt diastolisch nach oben weiter aus. Im epigastrischen Versuch verschwand daher die Vorhofkammergrenze unter dem Rippenbogen. Aus diesem Grunde konnten wir ihn dort nicht registrieren.

2. Ausschaltung des Papillarmuskels

Mit einem Kohlensäureschneestempel von 6 mm Durchmesser vereisten wir nach 15 Minuten Ruhe für den Kreislauf des Versuchstieres den Papillarmuskelfußpunkt an der Vorderfläche des rechten Ventrikels. Filmaufnahmen im 64-iger Gang bei Blende 180 vor und während der Vereisung.

In Abb. 15 sind die Bewegungen des zwerchfellnahen Kranzfurchenabschnittes graphisch dargestellt. Die unterbrochene Linie gibt die Bewegungen vor der Vereisung und die ausgezogene Linie die Bewegungen nach dem Vereisungsversuch wieder.

Befunde

Das Verhältnis der Bewegungsamplituden der Ventilebene vor und nach der Vereisung beträgt $\frac{1}{4}$. Hierbei ist besonders zu bemerken, daß das steile Hochschnellen der Ventilebene am Ende der Diastole, das wir aus Leistung des Papillarmuskels ansehen, völlig wegfällt.

Um unter Beweis zu stellen, daß durch die Vereisung des Papillarmuskels am Schäferschen „Quellpunkt“ nicht die ganze

Reizeleistung im Ventrikel gestört ist, haben wir noch die Querkontraktion der Kammerbasis durch Messung kontrolliert. Wie aus Abb. 16 hervorgeht, kommen wir eher zu dem Schluß, daß die Querkontraktion im Vereisungsversuch zugenommen hat. Wir können das aus den vergrößerten Amplituden schließen. Vielleicht kann man hierin sogar einen Kompensationsmechanismus erkennen.

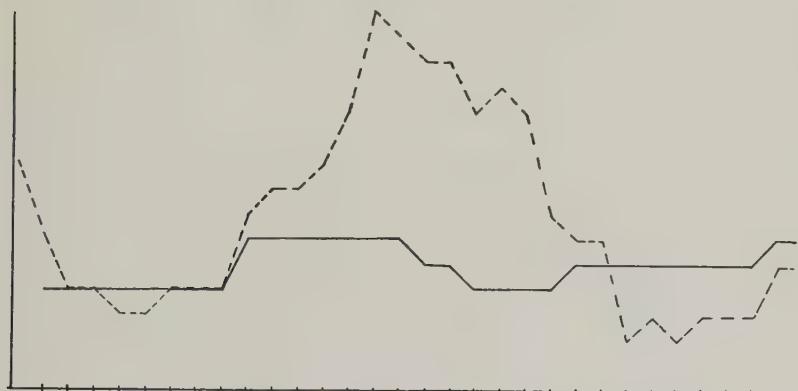


Abb. 15. Bewegung der Ventilebene —— vor der Vereisung
— nach der Vereisung

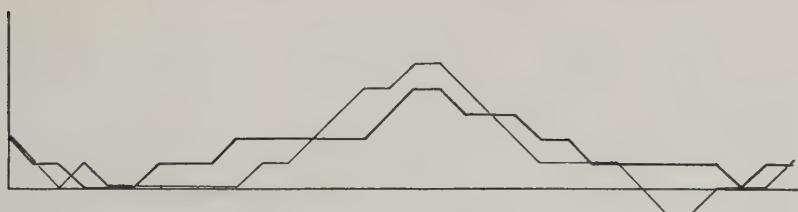


Abb. 16. Querkontraktion der Kranzfurche
— vor und — nach der Vereisung des Papillarmuskelfußpunktes

Wenn der Kammer die Möglichkeit genommen ist, durch den diastolischen Hub der Ventilebene das Schlagvolumen aufzunehmen, entfaltet sich der Einströmungsteil parallel zur Ventilebene ausgiebiger.

3. Cavaunterbindung (Herztätigkeit bei leerem Ventrikel)

Es wurden beide Vv. cavae unterbunden. Das noch im Ventrikel verbliebene Restblut wurde mit dem Finger durch die Pulmonalis ausgestrichen. Filmaufnahmen im 24iger Gang vor und nach der Unterbindung.

Befunde

Bei völlig unversehrter Ventrikelmuskulatur, jedoch bei Wegfall der Füllungsdehnung, sistiert anscheinend die Muskelkontraktion am rechten Ventrikel. Zum Beweis haben wir die Querkontraktion der Kranzfurche gemessen. Diese fällt im Gegensatz zum vorigen Vereisungsversuch jetzt völlig aus. Bei Wiedereröffnung der Vv. cavae und normaler Füllung ist bereits nach wenigen Herzschlägen die Herztätigkeit wieder normal.

C. Schluß

Diskussion und Zusammenfassung der Ergebnisse

Einleitend gingen wir auf den alten Streit ein, ob das Herz eine Saug- und Druckpumpe sei oder nur eine Druckpumpe. Wir gaben einen historischen Überblick über die Theorien und Untersuchungen, die zur Klärung dieses Fragenkomplexes früher angestellt worden waren. Wir konnten die Ergebnisse dahin zusammenfassen, daß zunächst die Saugwirkung des Herzens nicht in einem diastolischen, sondern in einem systolischen Mechanismus zu suchen sei. Graf Spee hatte die alte Frage neu zur Diskussion gebracht durch seine Definition der Herzbasis als „Ventilebene“. Vergleichende tierexperimentelle Untersuchungen hatten schließlich zu dem Ergebnis geführt, daß die Bewegung der Ventilebene mit ihrer systolischen Saugwirkung ein allgemeines biologisches Prinzip in der Tierreihe (Benninghoff) sein muß. Am Ende dieser Reihe steht das menschliche Herz mit seinen speziellen Kreislaufverhältnissen beim aufrechten Gang, bedingt durch den großen hydrostatischen Widerstand des venösen Blutes in der unteren Körperhälfte. Im Vergleich hatten wir durch unsere eigenen Untersuchungen feststellen können, daß das relative Verhältnis der Bewegungen der rechten und linken Vorhofkammerostien sich beim Vierfüßler und beim Menschen stark unterscheiden. Beim Menschen ist die ansaugende Ventilebenenwirkung am rechten Ventrikel viel ausgeprägter wie zum Beispiel bei der Katze (Mensch 5:1; Katze 2:1 = Verhältnis von rechts zu links).

Die Tatsache der Ventilebenenverschiebung beim Menschen ist an sich schon länger bekannt. Durch unsere Untersuchungen sollten Einzelheiten des Funktionsmechanismus geklärt werden.

Wir konnten die Bewegungen der Ventilebene am geschlossenen menschlichen Thorax durch rechnerische Analyse der epigastrischen Pulsation verfolgen und stellten dabei zweierlei fest:

Erstens betrug die nachweisbare Ventilebenenverschiebung bei Ruhe und tiefster Inspiration 12—15 mm, und zweitens konnten wir feststellen, daß sich der Hub der Ventilebene bei der Belastung vergrößert, d. h. ein größeres Schlagvolumen bewirkt einen größeren Hub der Ventilebene. Dieser größere Hub wurde nicht durch ein ausgiebigeres Tiefertreten spitzenwärts in der Systole bewirkt, sondern durch ein höheres Ausholen, „Schöpfen“ in der Diastole. Auch im Tierexperiment konnten wir am Katzenherzen das gleiche Phänomen bestätigen.

Die Untersuchungen am freiliegenden, pericardektomierten Herzen hatten eine Reihe Einzelheiten der Bewegungsabläufe am rechten Ventrikel aufgedeckt, die bislang unbekannt waren.

Wir hatten gesehen, daß das systolische Tiefertreten der Ventilebene gekoppelt ist mit einer konzentrischen Einschnürung des atrioventriculären Ostiums. Durch diese Formveränderung der Basis im Einströmungsteil wird während der sogenannten Anspannungsphase das Blut in den Austreibungsteil verschoben. Das Blutvolumen kugelt sich dabei ab und wird in die Austreibungsachse eingestellt. Wir konnten also feststellen, daß in der Phase der sogenannten isometrischen Kontraktion Blutverschiebungen stattfinden. Es geschieht das zwar nur innerhalb des Ventrikels, so daß der Ventrikel insgesamt gesehen eine isometrische Kontraktion ausführt. Keinesfalls gilt die isometrische Kontraktion für die einzelnen Abschnitte der Ventrikelmuskulatur.

Während der Austreibung bleibt der subbasale Abschnitt noch kontrahiert. Durch die erwähnte Blutverschiebung wird der Austreibungsteil gebläht und seine Anfangsspannung dadurch erhöht. Die hierbei aufgenommene Energie addiert sich der Austreibungskraft, so daß man in dieser Beziehung von einer Windkesselfunktion des Austreibungsteils sprechen kann.

Die Austreibungsperiode wirkt sich auf den der Wurzel der Arteria pulmonalis benachbarten Kranzfurchenabschnitt folgendermaßen aus:

Durch die Verbreitung der Pulmonaliswurzel wird dieser Kranzfurchenabschnitt bereits systolisch wieder nach oben gedrängt.

Die nun folgende Diastole leitet sich mit der Erschlaffung des subbasalen Herzabschnittes, des Kontraktionsringes am Kammer-

ostium, ein. Dieser ist jetzt am längsten kontrahiert und erschlafft auch zuerst wieder. Es sinkt damit der Ventrikeldruck plötzlich ab. Das Restblut weicht aus dem noch kontrahierten Austreibungsschnitt unter die Segelklappen aus. Hierbei entstehen sicher Wirbel, die den Einströmungsteil entfalten und ihn über das Vorhofsblut hinwegstülpen. Äußerlich steigt dabei der Mittelabschnitt der Ventilebene wieder vorhofswärts auf. Dies geschieht gleich zu Beginn der Diastole.

Eine besondere Bedeutung beim Menschen scheint an der Kranzfurche nun dem Abschnitt, der vorn unten dem Zwerchfell unmittelbar benachbart ist, in funktioneller Beziehung zuzukommen.

Gegen Ende der Diastole wird dieser Abschnitt sichtbar nach oben gerissen, synchron mit einer Einziehung über dem Schäferischen „Quellpunkt“, den wir anatomisch als Fußpunkt des vorderen Papillarmuskels definieren konnten.

Wir deuten diese letzte Phase des Hochsteigens der Ventilebene als eine präsystolische Leistung des vorderen Papillarmuskels. Dieser reißt durch seine plötzliche Kontraktion den zwerchfellnahen Ventilebenenabschnitt der rechten Kammer hoch, weil Blut unter den Klappen dabei als Hypomochlion dient. Es scheint, als ob der Basisabschnitt, der vor der Cava caudalis liegt, zusammen mit dem vorderen Tricuspidalsegel wie ein „Schöpfkimer“ das Venenblut erfaßt.

Gleichzeitig wird aber bei diesem Vorgang der subbasale Abschnitt der Kammermuskulatur gedehnt und antwortet mit seiner Kontraktion und damit beginnt die neue Systole.

Zwei Punkte waren als neu hervorzuheben:

1. Die Untergliederung der Kammer in zwei funktionelle Abschnitte: Den subbasalen Kammerabschnitt, der das Blut in der Anspannungsphase in den Austreibungsteil hinein verschiebt und den eigentlichen Austreibungsschnitt.
2. Die Kontraktion des Papillarmuskels bewirkt am Ende der Diastole noch eine letzte diastolische „Schöpfbewegung“, besonders des zwerchfellnahen, vor der Einflußbahn der V. cava caudalis gelegenen Ventilebenenabschnittes.
3. Die diastolische Entfaltung der Kammerbasis wird allem Anschein nach durch das Restblut bewirkt.

Die Kontrastblutuntersuchungen am Dextro- und Laevogramm bestätigen die an der Herzoberfläche gemachten Befunde:

1. Die konzentrische Einschnürung des subbasalen Ventrikelabschnittes bei gleichzeitigem Tiefertreten der Ventilebene spitzenwärts.
2. Das Einstellen des Kammerinhalts in der Anspannungsphase in die Austreibungsachse.
3. Die Entfaltung der Kammerbasis unmittelbar prädiastolisch durch das Restblut.

Bei Vergleich des Dextro- und Laevogramms wurde der Unterschied im Bewegungsausmaß des rechten und linken Kammerostiums deutlich. Die Amplituden verhielten sich rechts zu links wie 5 : 1.

Im Tierversuch ließen sich vergleichende Messungen dazu ausführen, da es gelang, die Vorhofkammergrenze über dem rechten und dem linken Ventrikel an einem Tier in einer zweizeitigen Thoraxoperation zu filmen. Bei der Katze war der Unterschied der Bewegungen zwischen rechter und linker Kranzfurche nicht so ausgeprägt, er betrug nur 2 : 1.

Aus den eigenen Befunden entwickelten wir eine Hypothese über den Kontraktionsablauf am Ventrikel. Wir gewannen die Vorstellung von einer abschnittsweise erfolgenden Dehnung der Ventrikelmuskulatur. Jeder einzelnen Kontraktion geht eine Dehnung des betreffenden Muskelabschnittes voraus. Die Kette des Ablaufs beginnt in der Diastole mit der Kontraktion der Papillarmuskeln. Es folgt, hierdurch verursacht, die Dehnung und Kontraktion der Kammerbasis, die wieder vom Austreibungsabschnitt gefolgt wird. Die diastolische Entfaltung der Kammerbasis mit Kammerstreckung führt zur Längsdehnung der Papillarmuskeln, die nun mit ihrer Kontraktion die nächste Herzaktion einleiten.

Diese Vorstellung diente uns als Arbeitshypothese für eine Anzahl von Tierversuchen, die in die Kette dieser Abläufe eingriffen und die Richtigkeit der Konzeption in einigen Abschnitten beweisen konnten.

Erhöhten wir durch eine Infusion von Kochsalzlösung das Schlagvolumen, ließ sich im Film direkt zeigen, daß sich der diastolische Hub vergrößerte. Dies traf in ganz besonderem Maße den zwerchfellnahen Ventilebenenabschnitt.

Nach isolierter Vereisung des vorderen Papillarmuskels wurde der Hub der Ventilebene im allgemeinen kürzer und das rasche präzystolische Hochsteigen des zwerchfellnahen Kranzfurchen-

abschnittes blieb aus. Nach Auftauen zeigten sich wieder normale Verhältnisse.

Bei zeitweiliger Unterbindung beider Vv. cavae und Wegmassieren des Restblutes aus dem Ventrikel zeigte dieser keine Leerkontraktion mehr. Wir konnten das vorläufig nur durch Messung der Ringkontraktion der Kammerbasis objektivieren. Der linke Ventrikel war in seiner Tätigkeit bei diesem Versuch in keiner Weise gestört, so daß die Coronardurchblutung erhalten war.

Kurze Zusammenfassung

Die formhaften Veränderungen der Herzkammerbasis bei der Bewegung der Ventilebene wurden am menschlichen Herzen kinematographisch analysiert. Es wurde bei geschlossenem Thorax die epigastrische Pulsation untersucht, bei eröffnetem Thorax und Pericard (Pericardektomie) die Herzoberfläche und bei Kontrastblutdarstellungen die Verformung der Ventrikelbinnenräume. Auf Grund der gewonnenen Befunde entwickelten wir eine Hypothese über den Kontraktionsablauf am Ventrikel. Tierversuche bestätigen die Richtigkeit der theoretischen Vorstellung.

Schrifttum

- Ackermann: Virchows Arch. **240** H. 1/2. — Baumann: Münch. Med. Wschr. **1** (1934) 305. — Benninghoff: Morph. Jb. **67** (1931). — Ders.: **11**. Fortbildungslehrgang Bad Nauheim 1935. — Ders.: Arch. f. Kreislf. **9** (1941). — Ders.: Ärztl. Forsch. **2** (1948). — Ders.: Chirurg **21** (1950). — Ders.: Nauheimer Fortbildungslehrgang **16** (1951). — Benninghoff und Nitzschke: Verh. Anat. Ges. **44** (1936). — Böhme: Erg. Physiol. **38** (1936). — Ders.: Archivfilm B 451 - Institut f. Film u. Bild (1952). — Brandt: Verh. Anat. Ges. **51** (1953). — Brednow: Z. Kreislf. **27** (1935) H. 12. — Erasistratos: zit b. Böhme — Frey: Hdb. norm. path. Physiol. **7**, H. 1. — Hasselwander: Z. Anat. u. Entw.gesch. **114** (1949). — Heckmann: Rö. Fschr. **76**. — Henke: Beiträge zur Anatomie. Leipzig 1872. — Hesse: zit. b. Böhme. — Hochrein: Arch. exp. Path. u. Pharm. **1927**, 124. — Ders.: Arch. exp. Path. u. Pharm. **1929**, 146. — Holzlöhner: Arch. f. Kreislf. **1937**, H. 1. — Krehl: zit. b. Brandt. — Landois-Rosemann: Lhrb. d. Physiol. **19**. Aufl. — Liljestrand: Arch. f. exp. Path. **138**. — Ludwig: zit. b. Henke. — Naumann: Pflügers Arch. **249** (1948). — Nega: Caspers Wschr. **1**, (1851). — Nilson und Kramer: Z. Biol. **106** (1954) H. 5. — Parade und Kuhlmann: Röntgenprax. **5** (1933). — Purkinje: Jber. schles. Ges. vaterl. Kultur 1843 (zit. b. Böhme). — Saul: Festschr. Rö.-

Str. 46 (1932). — Sosmann und Worsika: Amer. J. Radiol. 30 (1933). — Spee, Graf v.: Verh. Anat. Ges. 1909. — Steffens: Festschr. Rö.-Str. 35 (1926). — Straub: Arch. exp. Path. 138 (1928). — Ders.: Dtsch. Arch. klin. Med. 115 (1914). — Stumpf: Festschr. Rö.-Str. 36, H. 3. — Valentin: Lhrb. d. Physiol. (1847) (zit. b. Holzlöhner). — Weyrich: zit. b. Böhme (Dorpat 1853).

*Aus dem Anatomischen Institut der Johannes-Gutenberg-Universität
(Direktor: Prof. Dr. med. et phil. A. Dabelow)*

Arterio-venöse Anastomosen in der Orbita bei Vögeln¹

Von

Johannes Rohen

Mit 12 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 22. 7. 1954)

Das Vogelauge nimmt innerhalb der Wirbeltierreihe in vielen Punkten eine Sonderstellung ein. Der rätselhafte Pecten auf der Opticuspapille, die doppelte Ciliarmuskulatur, die wie die Irismuskulatur quergestreift ist, der Sklerotikalring, die gefäßlose, hoch differenzierte Netzhaut oft mit mehreren Foveae u. v. a. m. schaffen einen eigenen Bautyp innerhalb der Wirbeltierreihe, über dessen Sinn und Charakter wir heute noch sehr wenig wissen. So zeigt auch das Gefäßsystem, das Gegenstand dieser Arbeit sein soll, mannigfache Besonderheiten. Zum Beispiel besteht der oft mächtige Pecten im Innern des Glaskörpers fast ausschließlich aus Gefäßen, die ähnlich wie beim Kapillarnetz der Lungenalveolen dicht gedrängt nebeneinander liegen und nur durch einige bedeckende, pigmentierte Gliazellen von der Glaskörpermembran getrennt sind. Am Sehnerveneintritt findet sich ein weitmaschiger, venöser Plexus, der den Sehnerven allseitig umringt und arterio-venöse Anastomosen aus den zuführenden Bulbusarterien aufnimmt (s. u.). Damit besteht morphologisch die Möglichkeit einer Regulation der in das Auge einströmenden Blutmenge und zwar sowohl für das Kapillarsystem des Pecten, wie für dasjenige der Aderhaut. Diese hier aufgefundenen Tatsachen

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der Mainzer Akademie der Wissenschaften und Literatur.

könnten ein neues Verständnis des Charakters des Vogelauges, das ja in vielem schneller und intensiver reagiert als das Säugerauge, insbesondere aber auch einen neuen Gesichtspunkt innerhalb der jahrzehntelangen Diskussion über die Pectenfunktion erschließen. Denn sicher hat der Pecten bei einem so fein regulierbaren Gefäßsystem nicht ausschließlich eine optische Bedeutung, etwa für das Bewegungssehen, wie das in letzter Zeit wieder von amerikanischen Autoren vertreten worden ist (Crozier und Wolf, 1941, 1944), sondern sicher auch wesentliche nutritive oder druckregulative Funktionen innerhalb des Vogelauges. Endgültiges darüber kann aber selbstverständlich nicht allein auf Grund morphologischer Überlegungen ausgesagt werden. Da sind experimentelle Untersuchungen erforderlich, über die wir an anderer Stelle noch berichten werden. Hier sollen zunächst vorbereitend nur die feineren Gefäßverhältnisse, Bau und Vorkommen der A.-v. Anastomosen, sowie die sonstigen Regulationsvorrichtungen der Orbitagefäße beschrieben werden.

Material und Technik

Wegen der besonderen topographischen Verhältnisse der Orbita ergeben sich bei der Untersuchung des Gefäßsystems zahlreiche Schwierigkeiten. Ich bin daher in der Regel so vorgegangen, daß ich mich zunächst an Plastoidinjektionspräparaten, wo nur die Arterien, Venen oder beides zusammen injiziert waren, über die größeren Verhältnisse orientiert habe. Dies wird besonders anschaulich bei farbigen Doppelinjektionen. Als zweites habe ich dann Serien von Tuscheinjektionspräparaten (Gefrierschnitte durch den ganzen Kopf, 300—400 μ) durchgesehen und die Bilder mit den vorher gewonnenen Vorstellungen in Einklang zu bringen versucht. Dies ist besonders wichtig wegen der Lage der A.-v. Anastomosen, die sich an tuscheinjizierten dicken Schnitten besser erkennen lassen als an den Korrosionspräparaten. Drittens wurden endlich histologische Schnittserien (9 μ , Färbung abwechselnd Azan und Resorcinfuchsin-Kernechtrot), ebenfalls durch den ganzen Kopf nach vorsichtiger Entfernung der wichtigsten Knochen sowie des Sklerotikalsringes, der Hornhaut und Linse durchgesehen und die Befunde mit den vorher gewonnenen Vorstellungen in Zusammenhang zu bringen versucht. Da die Befunde eindeutig genug waren, wurde von einer graphischen Rekonstruktion, wie sie Staubesand in den letzten Jahren mit so viel Erfolg angewandt hat, abgesehen (s. Staubesand und Andres, 1953). — Ich kann dieses stufenweise Vorgehen sehr empfehlen, da es in kurzer Zeit einen geschlossenen und klaren Überblick, auch über weit ausgedehnte Gefäßbereiche ermöglicht und außerdem alle erforderlichen Daten mit großer Klarheit und Sicherheit vermittelt. Jede Methode für sich allein ist einseitig und führt

leicht zu Fehlschlüssen, wenn man sie nicht durch die andern ergänzt. Dabei schien mir immer wieder die Betrachtung des tuscheinjizierten, dicken Schnittes im Stereomikroskop (Zeiss) zwischen der räumlichen Gesamtvorstellung des Plastoidkorrosionspräparates einerseits und der histologischen Schnittserie andererseits eine gewisse Brücke zu schlagen, da man am tuscheinjizierten Schnitt zwar die geweblichen Strukturen noch erkennt, aber doch noch einen räumlichen Teilausschnitt aus dem Ganzen vor sich hat. Schließlich lassen sich Einzelfragen dann leicht ergänzend durch die graphische Rekonstruktion klären.

Als Material liegen der Arbeit zwei vollständige Schnittserien durch den Kopf der Haustaube (*Columba dom.*), und zwar einmal von einem noch nicht nestflüchtigen Jungtier, und dann von einem älteren, ausgewachsenen Tier zugrunde. Ferner eine lückenlose Schnittserie eines Amselkopfes (*Turdus m. merula L.*), der durch einen Zufall in meine Hände kam. Mehrere Tuscheinjektionen und Plastoidkorrosionen wurden nach dem Verfahren von Schummer an Tauben ausgeführt. Färbungen: Azan nach Heidenhain, Resorcinfuchsin-Kernechtrot, H. E.-Resorcin, H.-Erythrosin, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Weigertsche Kernfärbung.

Befunde

1. Die Blutversorgung des Vogelauges

Die allgemeineren Verhältnisse der Blutversorgung des Vogelauges sind von Slonaker (1918) am Beispiel des Haussperlings (*Passer dom.*) eingehend beschrieben worden. Ich kann seine Befunde für die Taube in den wesentlichsten Punkten bestätigen. Die *A. carotis communis* teilt sich wenig unterhalb der Schädelbasis in eine *A. carotis ext.* und *int.*, die beide nur sehr kurze Stämme darstellen und sofort mehrere Äste entsenden. Die *A. carot. int.* zerfällt gleich nach ihrer Bildung in drei Stämme, einen occipitalwärts zu den Bogengängen und zur Hinterhauptsregion, einen lateral in die Orbita (*A. ophthalmica ext.*) und einen nach medial, der im Bereich der Hypophyse mit der Gegenseite anastomosiert und entweder gerade nach vorn, über das Chiasma fasc. opt. hinweg zur Nasen- und Oberkieferregion weiterläuft (*A. ophthalmica int.*) oder scharf nach dorsal abbiegend in die Schädelhöhle eintritt zur Versorgung des Gehirns (*A. cerebralis*). Somit erhält die Orbita und damit das Auge ihr Blut von zwei Seiten, einmal von medial durch die *A. ophthalmica int.*, die sich aber nur wenig an der Versorgung des Sehorgans und seiner Hilfsorgane beteiligt (sie speist u. a. den *M. rectus* und *obliquus sup.*, einen Teil der Harderschen Drüse und des vorderen Auges), und zum andern von lateral durch die *A. ophthalmica ext.*, die das

Hauptgefäß darstellt und fast alle Innenteile des Bulbus, den Pecten, den Hauptteil der Harderschen Drüse, die Tränendrüse, die übrige Augenmuskulatur und den Lidapparat versorgt. Während die A. ophthalmica int. im wesentlichen medial am Septum interorbitale gerade nach vorne verläuft und dann als A. facialis und nasalis auf den Gesichtsteil des Kopfes übergeht, erreicht die A. ophthalmica ext. mehr von lateral die Orbita. Ehe sie aber an den Bulbus herantritt, spaltet sie zwei lange Äste zur oberen und unteren Hälfte des Auges ab, die auch die Augenlider versorgen und von Slonaker als Aa. orbitales sup. und inf. bezeichnet

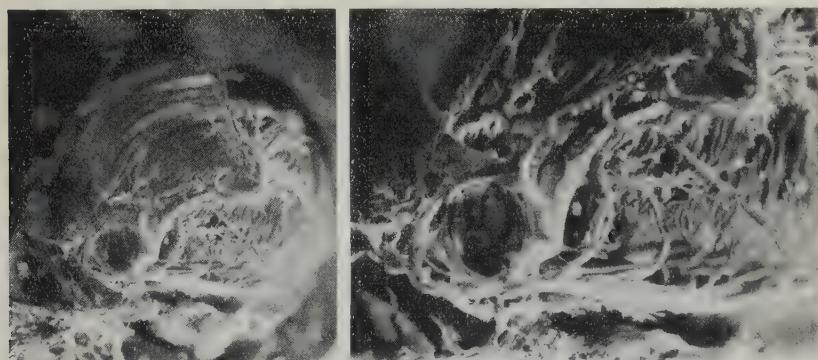


Abb. 1. Taube, Plastoidkorrosionspräparat der gesamten Orbita, einschließlich Auge. Kapillarnetze der Drüsen und Muskeln entfernt. Vergr.: links ca. 4fach; rechts 12fach. Man beachte den venösen Gefäßring um die Sehnerveneintrittsstelle, sowie die horizontal hinter dem Bulbus entlanglaufende A. ophthalm. temporalis mit ihren nacheinander abgehenden Ciliararterien. Nach oben zieht geschlängelt die A. ophthalm. hinauf.

worden sind. Der Hauptstamm der A. ophthalmica ext. läuft hinter dem Bulbus entlang und wurde von ihm A. orbitalis temporalis oder A. ophthalmica temporalis genannt. Der schmale, kegelförmige, retrobulbäre Raum der Orbita, der von den Augenmuskeln begrenzt und von dem kurzen Fasciculus opticus durchquert wird, wird fast ganz in horizontaler Verlaufsrichtung von der A. ophthal. temp. durchzogen (Abb. 1). Nur am Sehnervenkopf biegt die Arterie einmal nach unten aus, so daß der Sehnerv von ihr „wie eine Insel umflossen wird“ (Franz 1934). Meist bildet das Gefäß aber nach meinen Beobachtungen keinen vollständigen Arterienkranz um den Sehnerven, wie Slonaker angegeben hat, sondern der Bogen wird erst durch die Venen zu einem Ring geschlossen. Nur diese bilden ein geschlossenes, circuläres Geflecht um den Fasc. opt., also eine Art Circulus venosus

(Abb. 1 und 5). Bei dem horizontalen Verlauf der A. ophthalmica temporalis an der Hinterseite des Bulbus entlang werden nun zahlreiche Arterienstämmchen hintereinander zur Chorioidea abgegeben (Abb. 1), die in der Aderhaut dann sofort sternförmig in Arteriolen zerfallen (Aa. ciliares post. breves oder auch Aa. chorioideae). Dadurch entsteht ein ganz eigenständiges Bild der Gefäßverteilung in der Aderhaut, das auch Franz (1934) hervorhebt. Die hinteren Ciliararterien liegen nämlich fast alle in gleicher Höhe, sternförmig nebeneinander aufgereiht und schicken

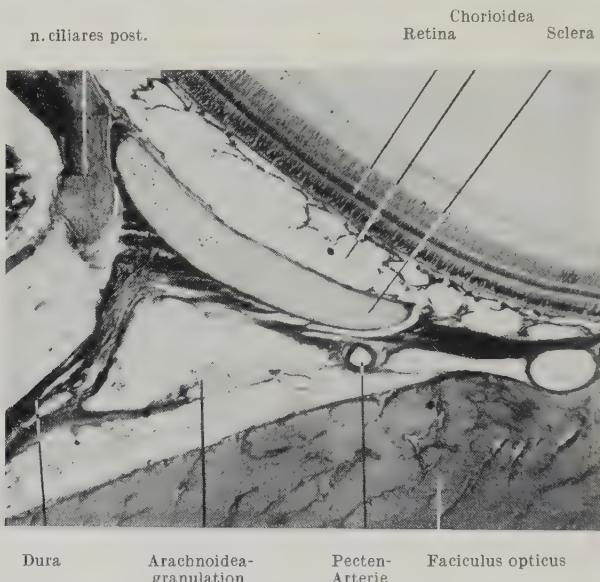


Abb. 2. Taube, Sehnerveneintrittsstelle. Fasciculus opticus im Bild unten. Beachte den Durchtritt der Pectenarterie sowie die Arachnoidea-Granulationen (Färbung Azan, Vergr. 56fach).

dann lange schmale Ästchen nach oben und unten innerhalb der Chorioidea aus. Hier werden sie von den quer zu ihnen liegenden Venen gesammelt, die aber an anderer Stelle den Bulbus wieder verlassen. Damit liegen hier wiederum ganz andere Verhältnisse vor wie bei den Säugern, wo ja die hinteren Ciliararterien meist rings um den Opticus eintreten und dicht nebeneinander durch die Sklera ziehen. Zu dieser Linie der Gefäßeintritte liegt nun die Opticuspapille meist mehr oder weniger senkrecht. Hier tritt die Pectenarterie (meist nur eine einzige) durch die Opticuscheiden hindurch an die Basis des Fächers heran, um die Basalarterie zu bilden (Abb. 2). Sie stellt damit eigentlich gar nichts anderes dar

als eine besondere Form einer kurzen, hinteren Ciliararterie, denn sie setzt sozusagen — ebenfalls ein Ast der A. Ophthalmica temporalis — die horizontale Reihe der kurzen, hinteren Ziliararterien am Sehnerveneintritt fort, durchbohrt die Durascheide, tritt in den Arachnoidalraum und dann zwischen Sclera und Fasc. opt. hindurch von unten in den Pecten ein (Abb. 4). Schon hier soll erwähnt werden, daß sie meist vor ihrem Eintritt in die Opticusscheiden kurze, epitheloidzellige a.-v. Anastomosen in den venösen Sehnervenplexus abgibt, die das Blut umleiten können, ehe es ins Innere des Auges gelangt (Abb. 5). Über die Pectengefäße selbst haben schon Mihalkovics (1873,) Slonaker (1918), v. Huse n (1913), F r a n z (1908), auch neuerdings Kauth und Sommer (1953) z.T. unter Benutzung meiner Präparate Angaben gemacht. Die bisherigen Ergebnisse sind jedoch zum Teil unvollständig und widerspruchsvoll. Meine hier mitgeteilten Beobachtungen sind ausschließlich am Material der Taube und Amsel gewonnen worden und können daher die bisherigen Befunde auch nur zum Teil vervollständigen.

Wie bekannt, tritt der Sehnerv bei den Vögeln nicht gerade an den Bulbus heran, sondern unter einem sehr schrägen Winkel. Dieser wird überbrückt durch die schräg abzweigende Durahülle, die sich hier in zwei Blätter spaltet (Abb. 2). Diese schließen einen eigenen, dreieckigen Raum ein, in dem meist ein sinusartiger Venenring eingebettet ist. Häufig sieht man in diese Venen zottenartige Vorwölbungen der Arachnoidea (Abb. 2) hineinragen, über deren Bedeutung, Vorkommen und Natur jedoch hier noch nichts Abschließendes ausgesagt werden kann. Die Pectenarterie benutzt nun meist diesen dreieckigen Scheidenraum, um zwischen dem inneren Durablatt und dem Sehnerven hindurch, oft einwenig in die Venen vorgestülpt, in die Basis des Fächers einzutreten. Auf diesem ganzen Wege gibt sie Zweige zum Kapillarnetz des Sehnerven und der Lamina cribiformis ab, wobei das letzte streng parallel und zwar quer zur Längsrichtung der Papille geordnet ist (Abb. 3). Meist liegen etwas größere Gefäßstämmchen am Rande und spannen das Kapillarnetz quer zwischen sich aus. Darüber erhebt sich innerhalb des Auges nun nochmals ein meist etwas breiteres und mehr ungeordnetes Kapillarnetz, das zugleich die Basis des Pecten darstellt (Abb. 3). Es wird von kleinen, kapillaren Stämmchen der Basalarterie gespeist, die rückläufig nach unten, d. h. außen ziehen. v. Huse n (1913) und auch Beauregard

(1876) haben diese Gefäße für eine zusätzliche Quelle der Basalarterie gehalten, was aber wohl eher umgekehrt richtig sein dürfte. Diese Papillenkapillaren bilden an der Grenze zur nachbarlichen, gefäßlosen Retina oft schlingenartige Endgefäße (Abb. 3). Die Papille ist damit das einzige, intraokulare Stück der Retina, das eigene Gefäße besitzt und vielleicht den phylogenetischen Aus-

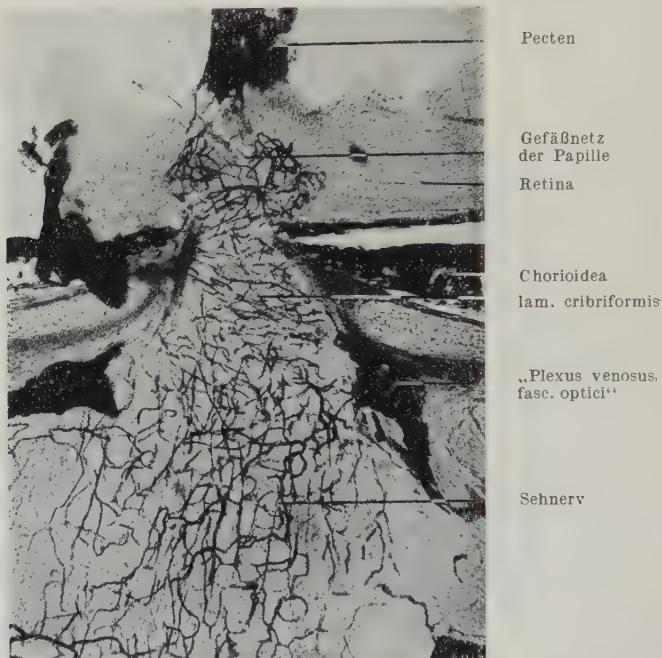


Abb. 3. Horizontalschnitt durch die Sehnerveneintrittsstelle bei der Taube ($300\text{ }\mu$, Tuscheinjektion, Vergr. 56fach). Die Umordnung des Kapillarsystems vom Sehnerven im Bereich der Lamina cribiformis sowie das Kapillarnetz der Papilla n. opt., das mit dem Pecten zusammenhängt, ist deutlich zu erkennen.

gangspunkt des Retinakreislaufs überhaupt darstellt, zumal bei vielen, gefäßarmen Säugernetzhäuten Übergangsbildungen vorkommen. Man betrachte in diesem Zusammenhang zum Beispiel die Papillengefäße des Pferdes oder des Kaninchens, die ich kürzlich beschrieben habe (Rohen 1954).

An Korrosionspräparaten erkennt man auch, daß die basale Pectenarterie selten den ganzen Pecten der Länge nach durchsetzt. Meist sind es im dorsalen Abschnitt mehrere Einzelstämmchen, die direkt senkrecht zum Pecten hochziehen, während ven-

tral eine einheitliche, horizontale Basalarterie vorhanden ist (Abb. 4). Anastomische Gefäßverbindungen zwischen Chorioidea und dem Kapillarnetz der Papille habe ich entgegen Mihalkovics und v. Husen nicht gefunden. Ebenso existiert kein Rete mirabile pectinis oder ophthalmicae (Barkow, Bauer), aus dem die Pectenarterie erst hervorgehen soll. Vielleicht, daß Barkow den venösen Sehnervenplexus gemeint hat, und übersah, daß die Pectenarterie ein Ast der A. ophthalm. temp. ist.

Von der Basis des Pectens steigen nun die Arterienstämmchen meist in der Mitte der Falten senkrecht hoch, um sich nach beiden

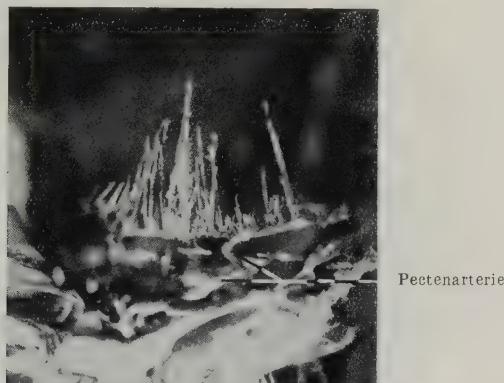


Abb. 4. Taube, Plastoidkorrosionspräparat. Vergr. 12fach. Der Eintritt der Pectenarterie sowie das arterielle Gefäßnetz des Pecten ist erkennbar.

Seiten in ein dichtes Kapillarnetz aufzulösen, woraus sich an den Kanten der Falten, aber durchaus nicht immer hier, die abführenden, postkapillaren Venen bilden. Diese münden nur selten am Fuße des Pecten in eine Basalvene ein. Meist sammeln sich die Stämmchen zu mehreren Einzelvenen, die senkrecht an der Papille vorbei zu dem venösen Plexus des Sehnervenkopfes ziehen. Dieser Plexus, der damit schon an der Lamina cribiformis beginnt, besteht aus mehreren, sinusartigen Venen, die vielfach miteinander anastomosieren und ein dichtes circuläres Geflecht um den ganzen Sehnerven bis zum Chiasma bilden (Abb. 5). Hier mündet es in den basalen Hypophysenplexus ein oder fließt in größere, dünnwandige Venen lateral zur V. jugularis ab. In dieses Ringgeflecht münden nun auch die venösen Sammelgefäße aus dem Augeninnern, die von Slonaker sogenannte V. ophthalmica temp., sowie die V. ophthalmica ein. Andererseits kann das Blut nicht

nur auf dem eben gekennzeichneten Weg, sondern auch nach lateral mit der Art. ophthalm. ext. zusammen in die sog. V. facialis ext. abfließen. Während also bei den untersuchten Vögeln ein arterieller Gefäßring meinen Beobachtungen nach — etwa wie der Haller-Zinnsche Gefäßkranz der Säuger — nicht besteht, findet sich statt dessen am Sehnerveneintritt ein venöses Geflecht, das sogar sehr mächtig ist, und zum Teil sinusartigen Charakter hat.

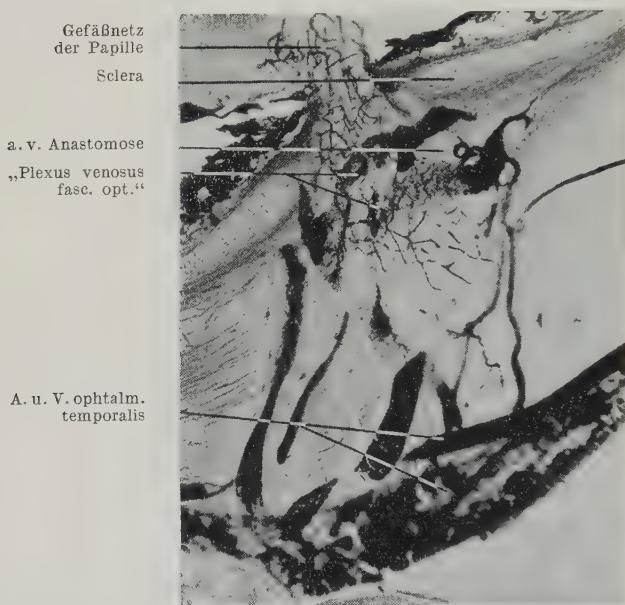


Abb. 5. Horizontalschnitt durch die Sehnerveneintrittsstelle der Taube. Tuscheinjektion. Vergr. ca. 65fach. Man erkennt die unter dem Sehnerven entlanglaufende A. ophthalm. temp. in Begleitung einer weiten Vene sowie den mehrfachen, venösen Ringplexus um die Sehnerveneintrittsstelle. Rechts eine a. v. Anastomose, die in den Plexus einmündet.

Wiederum ein — m. E. wesentlicher Unterschied zum Bau des Säugerauges, denn dieser Plexus — nennen wir ihn einmal *Plexus venosus fasc. optici* — hat, wie mir scheint, für die Regelung der ganzen Durchblutungsverhältnisse des Vogelauges eine nicht unwichtige Funktion. Einmal könnte er durch die häufig hier zu findenden Arachnoideagranulationen für eine direkte Ableitung des, im Intervaginalraum strömenden Liquor cerebrospinalis in die Venen von Bedeutung sein, zum andern ist er aber sicher ein wichtiger Aufnahmeort des durch die a.-v.-Anastomosen umgeleiteten Blutes und damit eine Art retrobulbärer Blutspeicher.

2. Die Arterio-venösen Anastomosen der Orbita

Betrachtet man nämlich dicke, tuscheinjizierte Horizontal-schnitte, so fallen besonders häufig im Bereich des Sehnerven a. v.-Anastomosen auf (Abb. 6), die sich histologisch als epitheloid-zellig erweisen, manchmal aber auch nur Arteriencharakter haben. Die meist von kleineren Stämmchen der A. ophthalmica oder A. ophthalm. temp. abzweigenden Anastomosen, münden

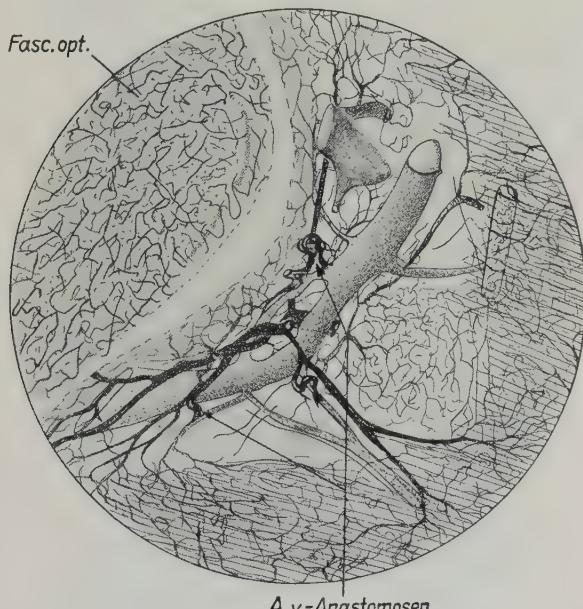
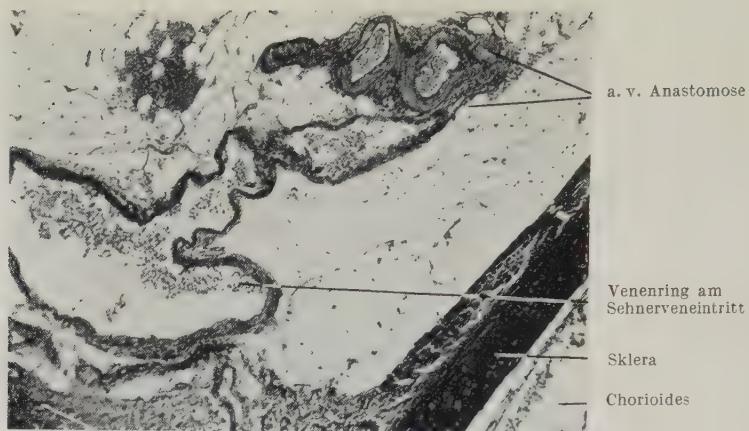


Abb. 6. Frontalschnitt durch den Sehnerven (300μ , Tuscheinjektion), Zeichnung L. Schünzel
Vergr. 50fach.

In die sinusartig erweiterten Venen um den Sehnerven herum münden drei a. v. Anastomosen ein, die von den begleitenden Arterienstämmchen abzweigen.

nach S-förmigem oder mehrfach gewundenem Verlauf direkt in die weitlumigen Venen des Sehnervenplexus ein (Abb. 6 und 7), wobei häufig auch noch Kapillaren an die Nachbargewebe abgegeben werden. Meist besteht ein längerer Venenabschnitt innerhalb der Anastomose, der diese mit dem Venenplexus verbindet. Abb. 7 zeigt eine solche arterio-venöse Anastomose, die unmittelbar in dem Winkel zwischen Sehnerveneintritt und Sklera in den venösen Plexus einmündet und zufällig fast in ganzer Ausdehnung im Schnitt liegt. Die relativ kurze Anastomose, die nur wenig epitheloide Zellen und kaum elastische Fasern aufweist, geht in



Durahülle des Fasc. opt-

Abb. 7. Taube, Horizontalschnitt durch die Orbita in Höhe des Sehnerveneintritts (Färbung: H. E.-Resorcinfuchsin, Vergr. 92fach). Eine fast in ganzer Ausdehnung im Schnitt liegende a. v. Anastomose, die in den Sehnervenplexus einmündet, ist zu erkennen. Am Abgang in der oberen Wand epitheloide Zellen. Hier fehlt die L. elastica interna.

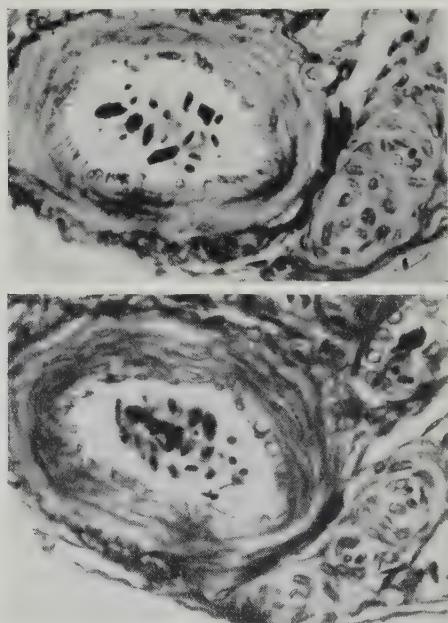


Abb. 8. Taube, Querschnitt durch zwei Äste der A. orbitalis temp. im Bereich des Fasc. opt. (Azan, Vergr. 650fach). Dicht der Wand angelagert finden sich arteriolenähnliche epitheloidzellige Gefäßstrecken, die keine Elastica aufweisen.

ein weites venöses Verbindungsstück über, das in einen Abschnitt des Sehnervenplexus ausmündet. Am arteriellen Abgang der Anastomose finden sich kleine, etwas in die Lichtung vorspringende Wülste epitheloider Zellen, wie sie ähnlich neuerdings von Märk (1952) an verschiedenen andern Stellen bei Vögeln beschrieben worden sind.

Aber nicht nur am Sehnerveneintritt, sondern im ganzen Bereich der Orbita findet man zahlreiche a. v.-Anastomosen. Sie kommen in allen Größen und Formen vor, meist aber als dickwandige, epitheloidzellige Gefäßabschnitte, wie sie von Clara (1927, 1939) allgemein geschildert worden sind. Die kleinsten Formen liegen als englumige, epitheloide Gefäßabschnitte oft unmittelbar den Arterien angeschmiegt (Abb. 8), um nach kurzem, wenig geschlängeltem Verlauf in eine der großen, weiten, dünnwandigen Orbitavenen einzumünden. Sie sind oft nicht von Arteriolen zu unterscheiden, wenn sie auch fast regelmäßig epithelioide Zellen enthalten. Auch fehlt in der Regel die Lamina elast. int. vollständig oder ist nur als ein zartes, aufgesplittetes und verzweigtes Netz sichtbar. Die größeren Formen a. v.-Anastomosen, die ich aber bei der Taube selten gesehen habe, bestehen immer aus einer mehrschichtigen, epitheloiden Wandung. Nur in den äußersten Lagen finden sich einzelne längere Spindelkerne, die an Kerne glatter Muskelfasern erinnern. Häufig sind diese Anastomosen stark verzweigt und von komplizierterem Bau, manchmal mit eigenen Kapillaren. Daneben finden sich, besonders bei der Amsel, zahlreiche glomusartige, epitheloide Gefäßknäuel (Abb. 9), die nicht in Venen, sondern in Kapillaren oder Arteriolen übergehen. Diese Beobachtung, die ich voll bestätigen kann, verdanke ich Staüb sand, der freundlicherweise einen Teil meiner Präparate durchgemustert hat.

Aber nicht nur im Sehnerveneintrittswinkel, hinter dem Bulbus oder an den Opticusscheiden finden sich die a. v.-Anastomosen, sondern auch an vielen, andern Stellen der Orbita, so z. B. häufig im Bereich des Ganglion ciliare (Abb. 10), der Harderschen und der Tränendrüse oder in den Augenlidern. Bei den Drüsen liegen die Anastomosen in der Kapsel oder in enger Nachbarschaft des Drüsengewebes. Am Injektions- oder Korrosionspräparat erkennt man, daß es die zuführenden Arterien sind (Äste der A. ophthalm. int. oder orbitalis temp.), die im Bereich der Kapsel durch die Anastomosen kurzgeschlossen werden. Dadurch ist

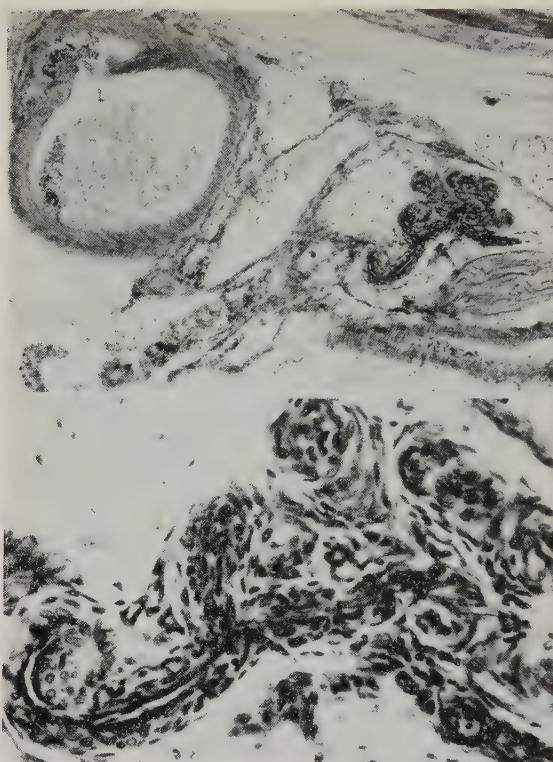


Abb. 9. Amsel, Horizontalschnitt durch die Orbita, Azan, Vergr. oben 130fach, unten 420fach. Links oben liegt die A. ophthalmal. tempor., rechts unten im oberen Bild ein Ast von ihr, der mit dem begleitenden Nerven in die Aderhaut zieht. Darüber ein glomusartiges Knäuel epitheloidmodifizierter Gefäße.

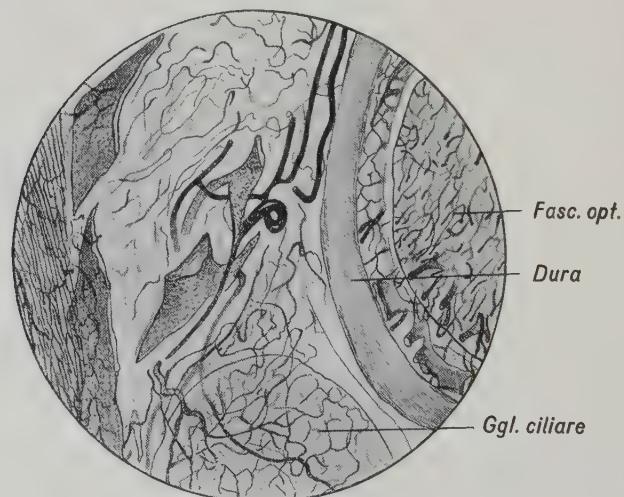


Abb. 10. Taube, Horizontalschnitt durch die Orbita (300μ , Tuscheinjektion, Zeichnung vom Verf., Vergr. 50fach). Zwischen Sehnerven (rechts) und Ganglion ciliare (unten) ist eine s-förmig geschlängelte a. v. Anastomose erkennbar.

auch die Durchblutungsgröße des Drüsenparenchyms im einzelnen regulierbar. Über die Anastomosen der Augenlider und Nickhaut hat Märk (1952) bereits berichtet, so daß hier nicht näher darauf eingegangen zu werden braucht.

In Ausbildung, Aufbau und Anzahl der Anastomosen scheinen nicht nur individuelle, sondern auch große artliche Verschiedenheiten zu bestehen. So finden sich im ganzen bei der Taube wenig, meist kleine und kurze Anastomosen, während bei der Amsel überaus viele, oft glomusartig vergrößerte Anastomosen vorhanden sind. Bei einer Jungtaube, die noch nicht ausgeflogen war, fanden sich kaum größere Anastomosen, obwohl sie an den

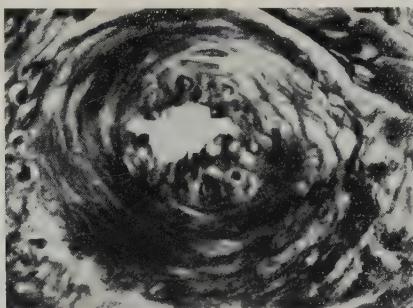


Abb. 11. Taube, Querschnitt durch eine hintere, kurze Ciliararterie kurz vor ihrem Eintritt in die Sclera (Azan, Vergr. 650fach). Man beachte die aus glatten Muskelfasern bestehenden Sperrpolster.

charakterisierten Stellen bereits deutlich veranlagt waren. Es scheint also, daß ihre hauptsächlichste Ausbildung erst später erfolgt, wie das ja auch Clara für die Säuger fast allgemein nachgewiesen hat.

3. Sonstige Gefäßregulationsmechanismen in der Orbita

Häufig finden sich ja dort, wo a.v.-Anastomosen vorkommen, auch noch andere, morphologische Besonderheiten, die mit der Regulation des Blutumlaufes zu tun haben. Und das ist auch hier der Fall. Abb. 11 zeigt eine Sperrarterie, die einen Ast der A. orbitalis temp. darstellt, im Sehnerveneintrittswinkel liegt, unmittelbar hinter der Sclera und kurz vor ihrem Eintritt in die Aderhaut Längsmuskelpolster in der Intima bildet, die erst am Skleradurchtritt wieder verschwinden. Auf diese Weise kann die Blutzufuhr zur Aderhaut abgesperrt oder doch in wechselnder Weise mehr oder weniger eingeschränkt werden. Ich habe aber, obwohl

ich mein besonderes Augenmerk darauf gerichtet hatte, ähnliche Sperrvorrichtungen an den Gefäßen unmittelbar vor ihrem Eintritt in den Bulbus selten gesehen. Beim Hund ist mir kürzlich der Nachweis von Sperrwülsten an den hinteren, kurzen Ciliararterien kurz vor ihrem Durchtritt durch die Sclera gelungen (Rohen, 1954). Hier ließen sich sogar Sperrarterien mit zahlreichen, dünnen Längsmuskelpolstern in der Intima in der Aderhaut selbst nachweisen, aber auch nur in unmittelbarer Nähe des Sehnervenkopfes. Bei vielen andern Säugern, auch beim Menschen, finden sich aber derartige Verhältnisse nicht, obwohl ich eigens danach



Abb. 12. Taube, Horizontalschnitt durch die Orbita im Bereich der Harderschen Drüse (Resorcin-fuchsin-Kernechtrot, Vergr. 540fach, Zeichnung vom Verf.). Man beachte die großen, epitheloidzelligen Arterienwülste am Abgang eines Gefäßastes.

gesucht habe. Man darf daher wohl annehmen, daß die hinteren, kurzen Ciliararterien in der Regel vor ihrem Durchtritt durch die Sklera keine Sperrpolster tragen. Dagegen kommen aber bei der ganzen Klasse der Vögel an zahlreichen Stellen des peripheren Gefäßsystems sog. Arterienwülste vor, wie das Märk (1952) erstmalig nachgewiesen hat. Ich kann seine Angaben an meinem Untersuchungsgut bestätigen. Es handelt sich dabei immer um wulstartige oder leistenförmige Wanderhebungen an den Verzweigungsstellen der Arterien (nicht der Venen), die meist sporn- oder trichterartig in die Lichtung des Hauptastes vorragen. Diese Wülste bestehen entweder aus Ringmuskulatur oder aus epitheloiden Zellen und können oft eine beachtliche Größe erreichen (Abb. 12). Meist fehlt die M. elastica int. im Bereich des Wulstes oder ist feinfaserig und netzförmig aufgesplittet. Märk hat diese Arterienwülste in der verschiedensten Ausbildung und Form bei

41 Vogelarten gefunden und unter anderem auch in den Augenlidern, sowie in der Kapsel der Harderschen Drüse nachgewiesen. Bei einer Saatkrähe wird auch einmal eine Arterienabzweigung mit Wulstbildung am hinteren Augenpol abgebildet, allerdings im Text nicht näher auf die Verhältnisse der Orbita eingegangen. An meinen Präparaten ließen sich nun an vielen Stellen in der Orbita derartige Wulstbildungen an den arteriellen Astabgängen beobachten (Abb. 12), oft waren es epitheloide Zellpolster ohne Elastica int., meist aber muskulöse Polsterbildungen. Ich fand sie häufig an den Astabgängen der Aa. ophthalmicae, bevor ihre Zweige den Bulbus betreten, in unmittelbarer Nähe der Tränen-drüse, der Nickhautdrüse, vor dem Eintritt der größeren Arterien-stämmchen in die Muskulatur oder auch am Abgang arterio-venöser Verbindungen.

Es kann wohl kein Zweifel sein, daß diesen Arterienwülsten eine wichtige, funktionelle Bedeutung für die Stromregulation des Blutes zukommt. Wenn auch an vielen Stellen schwerlich ein vollständiger Verschluß des abgehenden Gefäßzweiges möglich erscheint, so wird es doch sicher zu einer erheblichen Einengung kommen können, die — besonders, wenn mehrere solcher Gebilde hintereinander geschaltet sind — doch zu einer starken Minder-durchblutung des zugehörigen Kapillarsystems führen muß. Da diese Kapillarsysteme entweder die Chorioidea, das Drüsennetz, die Augenmuskulatur oder auch das Pectenkapillarnetz darstellen, kommt m. E. diesen Gebilden im ganzen schließlich dieselbe Bedeutung zu, wie den Sperrarterien der Säuger. Ob sie darüber hinaus Regulationseinrichtungen zum Ausgleich von Druckschwankungen oder Zentrifugalkräften beim Sturz- und Kurvenflug, sowie überhaupt der wechselnden Belastung des Kreislaufs bei Flug und Ruhe darstellen, wie Märk angenommen hat, wage ich nicht zu entscheiden. Immerhin scheint mir aber die Tatsache, daß derartige Arterienwülste bei niederen Wirbeltieren (bei Cyclostomen nach Favaro (1908), Keibel (1926), bei Fischen nach Dragendorff (1911, 1930), bei Kriechtieren nach Grynfeltt (1907) und Dragendorff (1930) häufig und gut ausgebildet vorkommen, dafür zu sprechen, daß es sich um stammesgeschichtlich ältere Gefäßregulationsmechanismen einfacher Art handelt, die bei den höheren, vor allem den homioothermen Wirbeltieren dann durch kompliziertere Mechanismen, wie Sperrarterien, Sperrvenen, arterio-venöse Anastomosen der verschiedensten For-

men usw. ersetzt werden. Daß sie bei den Vögeln, die im ganzen Kopfbereich meiner Kenntnis nach zahlreiche und gut ausgebildete a. v.-Anastomosen besitzen, so zahlreich vorkommen, hängt vielleicht tatsächlich mit der besonderen Beanspruchung des Kreislaufs beim Fliegen zusammen. Sperrpolster in der Intima der Gefäße selbst, findet man im Kopfbereich selten, und wenn, dann meist in geringer Ausbildung (s. Abb. 11). Auf eine genauere Beschreibung der Arterienwülste, kann hier verzichtet werden, da sich meine Beobachtungen mit denjenigen von Märk (1952) und Wagenvoort (1954) decken.

Diskussion

Wenn auch heute noch unklar ist, auf welche Weise, die a.v.-Anastomosen, die Arterienwülste usw. im einzelnen funktionieren, ob die epitheloiden Zellen Quellzellen oder humorale wirkende Zellen sind, wodurch ihre Autonomie zustande kommt u. v. a. m., so kann doch eines nach der umfangreichen, heute darüber vorliegenden Literatur wohl mit Sicherheit gesagt werden, daß es sich um Regulationsmechanismen des peripheren Kreislaufs handelt. Welcher Art diese Regulationen sind, darüber läßt sich ja heute noch nichts Endgültiges sagen. Gerade durch die Untersuchungen von Staubesand ist ja dieser ganze Problemkreis wieder sehr in Fluß gekommen. Sicher aber scheint mir doch, daß es sich vor allem bei den einfacheren Formen der a.v.-Anastomosen, wie sie ja auch hier in der Hauptsache beobachtet worden sind, um praekapillare Kurzschlüsse handelt.

Durch diese Kurzschlüsse, die hier meist im Bereich der kleineren Arterien zu finden waren, und immer außerhalb des Bulbus gelegen sind (also innerhalb des Auges gibt es keine Anastomosen), hat der Organismus die Möglichkeit, die in das Auge strömende Blutmenge zu regulieren und damit dem jeweiligen Bedarf anzupassen. Für das Gefäßnetz der Aderhaut und des Pecten scheint mir nun diese Tatsache von besonderer Bedeutung. Für die Aderhaut ist die Tatsache einer extrabulbären Blutregulation leicht verständlich, da die Retina durchaus wechselnde Beanspruchungen erfährt, z. B. am Tag und in der Nacht, und daher einen wechselnden Blutbedarf hat. Anders aber beim Pecten. Dieser wird ja seit Menner (1938) u. a., vor allem seit den experimentellen Arbeiten von Crozier und Wolf (1941, 1944) ausschließlich für ein optisch-mechanisches Gebilde zum Bewegungssehen gehalten,

wobei selbstverständlich seine kapillare Blutfülle ganz ohne Be lang ist und eine Regulation der Durchblutung noch weniger Sinn hätte. Die Hypothesen über die Funktion des Pecten sind sehr zahlreich und sollen hier nicht referiert werden (s. u. a. v. Szily 1922, Franz 1934, Leiner 1950). Immerhin möchte ich hervorheben, daß schon 1873 Mihalkovics eine physiologischere Vorstellung von der Pectenfunktion entwickelt hat, ebenso Dennisenko (1881) und Rochon-Duvigneaud (1920), die neuerdings von Leiner und Mitarbeiter wieder aufgegriffen worden ist. Danach hat der Pecten in der Hauptsache eine stoffwechselphysiologische Bedeutung für die Retina, die ja keine Eigengefäße besitzt. Er stellt sozusagen ein Homologon der Zentralgefäßes des Säugerauges dar. Leiner stützt seine Ansicht vor allem auf das außerordentlich reichliche Vorkommen von Atmungsfermenten im Pecten (Kohlensäurehydratase, K. A.). Da diese Fermente für den Pecten selbst keine Bedeutung haben können, müssen sie wahrscheinlicher Weise mit dem Gewebsstoffwechsel der Nachbarorgane in irgendeinem Zusammenhang stehen und hier denkt Leiner in der Hauptsache an die Retina. In diesem Zusammenhang könnten allerdings auch die hier vorgelegten Befunde eine neue Wertung erfahren. Denn wenn der Pecten in der Hauptsache Ernährungsorgan für die Retina, ähnlich wie das Zentralgefäßsystem der Säuger, oder — wie Rabl zu Beginn dieses Jahrhunderts angenommen hatte — an der Kammerwasserregulation und damit an der Regulation des intraokularen Druckes beteiligt wäre, dann würde das Vorkommen von Blutregulationsmechanismen außerhalb des Bulbus verständlich sein. In diesem Zusammenhang ist auch das Experiment von Abelsdorff und Wessely (1909) erneut interessant, bei dem nach operativer Entfernung des Ciliarkörpers eine Schwellung und Hypertrophie des Pecten beobachtet werden konnte. Wenn auch gerade dieses Experiment sehr umstritten ist und dringend einer genaueren Nachprüfung bedarf, so geht doch daraus hervor, daß das Kapillarsystem des Pecten einen verschiedenen Füllungszustand aufweisen und sich im Zusammenhang mit dem Tätigkeitszustand des übrigen Auges verändern kann. Eine experimentelle Klärung dieses ganzen Problemkreises steht aber noch aus.

Immerhin scheint es wahrscheinlicher, daß der Pecten ebenso wie die Aderhaut auf der andern Seite der Retina, eine trophische

oder auch druckregulatorische Funktion im Vogelauge hat, als eine optische. Er steht damit in einer Reihe mit den andern Organen des Vogelauges, die sich durch die hier geschilderten, hinter dem Bulbus liegenden a. v.-Anastomosen, Sperrvorrichtungen usw. wechselnder Durchblutung anpassen können. Die Durchblutungsgröße des Vogelauges wird also nicht innerhalb, sondern bereits vor dem Durchtritt der Gefäße durch die Sklera regulativ eingestellt, womit auch hier wieder die Verhältnisse anders liegen als bei den Säugern, deren Kurzschlüsse vielfach erst in der Aderhaut selbst gefunden worden sind (s. Ashton 1952, Rohen 1953, 1954).

Zusammenfassung

Das Gefäßsystem der Orbita bei zwei Vogelarten (Taube und Amsel) wird auf Grund von Plastoidkorrosionen, Tuscheinjektionen und histologischen Schnittserien neu untersucht. Neben Arterienwülsten und Sperrarterien finden sich zahlreiche, epitheloidzellige a. v.-Anastomosen, die hinter dem Bulbus, in den Drüsenkapseln am Ganglion ciliare oder in den Sehnervenscheiden liegen. Dadurch kann das Blut vor dem Eintritt in den Bulbus in die Venen abgeleitet werden. Die funktionelle Bedeutung dieser Tatsache besonders für die Pectenfunktion wird diskutiert.

Schrifttum

- Abelsdorff, G., und Wessely, R.: Arch. Augenheilkunde **64** (1909). — Ashton, N.: Observations on the chorioidal circulation. Brit. J. Ophthalm. **36** (1952) 465—481. — Clara, M.: Die a. v. Anastomosen der Vögel u. Säugetiere. Erg. Anat. **27** (1927). — Ders.: Die a. v. Anastomosen. Verlag J. A. Barth 1939. — Crozier, J. W., and Wolf, E.: J. General Physiol. **25** (1941) 89, 293, 381; **27** (1944) 119, 287, 315, 401, 513. — Favaro, G.: Sopra la circolazione caudale . . Atti Mem., R. Accad. Sci., Lettere Arti Padova **21** (1905) 2. — Denissenko, G.: Arch. mikroskop. Anat. **19** (1881). — Dragendorff, O.: Über die Formen der Abzweigungsstellen der Arterien bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte **42** (1911). — Franz, V.: Der Pecten im Vogelauge. Biol. Zbl. **28** (1908). — Ders.: Vergleichende Anatomie des Wirbeltierauges. In: Handb. d. vgl. Anat., hrsg. v. Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch II, 2 (1934). — v. Husen: zur Kenntnis des Pecten im Vogelauge. Zool. Jb. Anat. **36** (1913). — Grynfeltt, E.: Les bourrelets valvulaires des artères. C. r. de l'Assoc. Anat. (1907). — Kauth und Sommer: Über

die Funktion des Pecten. Biol. Zbl. **72** (1953). — Keibel, Fr.: Die Bulbus- und Arterienwülste bei . . . Z. mikr.-anat. Forsch. **5** (1926). — Leiner, M.: Über die Bedeutung des Pecten im Vogelauge. Verh. Dtsch. Zoologen, Marburg 1950. — Märk, W.: Über Arterienwülste bei den Vögeln. Z. Zellforsch. **37** (1952). — Menner, E.: Bedeutung des Pecten im Auge des Vogels. Zool. Jb. **58** (1938). — Mihalkovics, V.: Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges. Arch. mikroskop. Anat. **9** (1873) 591—597. — Rochon-Duvigneaud, A.: Bull. biol. France et Belgique **54** (1920). — Rohen, J.: Über das Gefäßsystem der Retina beim Kaninchen. Ophthalmologica, Basel, **128**, 307—317, 1954. — Ders.: Sperrarterien in der Aderhaut und am Sehnerveneintritt beim Hund. Graefes Arch., **156**, 90—97, 1954. — Ders.: Die funktionelle Gestalt des Auges und seiner Hilfsorgane Abh. d. Mainzer Akademie d. Wissenschaften und Literatur Mathem.-naturw. Kl. Nr. 4, 1953. — Slonaker, J. R.: A physiological study of the Anatomy of the Eye. J. Morph. **31** 351—459 (1918). — Szily, A. v.: Graefes Arch. Ophthal. **107**, 109 (1922). — Staubesand und Andres: Graphische Rekonstruktion. Mikroskopie **8** (1953). — Wagenvoort, C. A.: Die Bedeutung der Arterienwülste für den Kreislauf. Acta anat. **21**, 70—99 (1954).

Aus der Anatomischen Anstalt der Freien Universität Berlin (Direktor Prof. Dr. E. von Herrath) und der Forschungsabteilung für Elektronenmikroskopie der Freien Universität Berlin (Leiter Prof. Dr. W. Schwarz).

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Fettzellmembranen¹

Von

Auguste Hoffmann

Mit 7 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 22. 7. 1954)

Zusammenfassung

1. Flächenhaft ausgebreitete Membranen von Fettzellen sind elektronenmikroskopisch durchstrahlbar.
2. Die Fettzellmembranen scheinen aus einer homogenen Grundsubstanz mit mehr oder weniger dichter Einlagerung von feinen Fibrillen zu bestehen.
3. Die Fibrillen sind wenig differenziert. Kollagenfibrillen sind nur gelegentlich am Rande anzutreffen, doch scheinen sie nicht Bestandteil der Membran sondern des umhüllenden Bindegewebes zu sein.
4. In nach Gomori versilberten Schnitten sind die Silbergranula z. T. in der Grundsubstanz verteilt, z. T. Fibrillen angelagert.
5. Die bisherigen Kenntnisse der histologischen Struktur des Fettgewebes und des Fettstoffwechsels mit den elektronenmikroskopischen Befunden in Übereinstimmung zu bringen, muß das Ziel weiterer Untersuchungen sein.

¹ Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft; vorläufige Mitteilung.

Einleitung

In früheren Untersuchungen (1950) konnten die Wassermannschen Befunde (1926) bestätigt werden, daß die embryonale Entwicklung des Fettgewebes ausschließlich an besondere Fettkeimplager, Primitivorgane, gebunden ist. Diese Tatsache, sowie weitere Beobachtungen, z. B. bei Entspeicherung und Atrophie der Fettzellen, legen die Vermutung nahe, daß das Fettgewebe nicht nur ein Speicherorgan darstellt, sondern wesentlich am Stoffwechsel beteiligt ist. Wenn das zutrifft, muß die Fett-

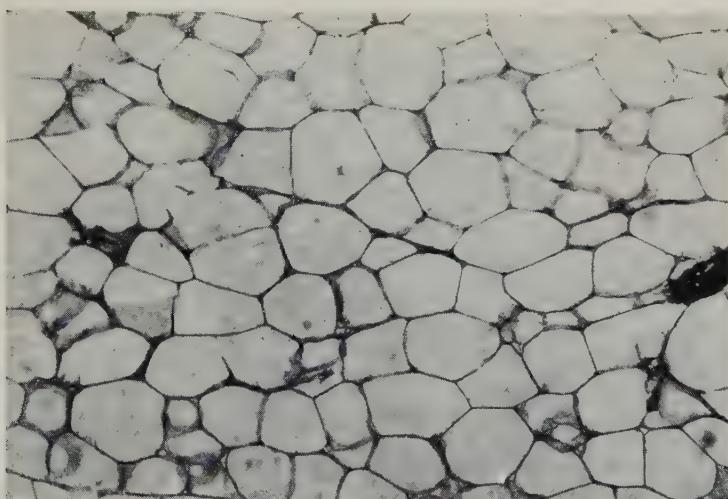


Abb. 1. Nierenfett vom Erwachsenen. Form. 1:10, Paraffinschnitt 5 μ , Versilberung nach Gomori.
Vergr. 160fach.

zellmembran eine Stoffwechselmembran sein, ihr Feinbau ist daher von Interesse.

Werden Paraffinschnitte von Fettgewebe, die mit Toluidinblau angefärbt sind, auf dem Objektträger entparaffiniert, so kann man im Mikroskop bei Verdunstung des Xylols beobachten, daß die Membranen der Fettzellen „umkippen“ und als mehr oder weniger breite Bänder im Schnitt liegen bleiben. Die Breite der Bänder entspricht der Schnittdicke. An Stellen, an denen die Membranen mehrerer Fettzellen zusammenstoßen, sind sie an der Vereinigungsstelle von der Kante her zu sehen und schlagen sich dann um. Abb. 1 gibt das lichtmikroskopische Bild eines 5 μ dicken, nach Gomori versilberten Schnittes durch Nierenfett wieder, in

dem die zart grau getönten Membranen der Fettzellen als Bänder liegen. Ein Teil der Membranen läßt das Umschlagen vermissen, je dicker der Schnitt ($15-20 \mu$), um so größer ist dieser Anteil. Am deutlichsten erscheinen die Membranen bei einer Schnittdicke von $5-7\mu$. Es zeigte sich nun, daß diese flächenhaft ausgebreiteten Membranen elektronenmikroskopisch durchstrahlbar sind.

Methodik

Formalinfixierte Stücke vom Nierenfett Erwachsener wurden in Paraffin eingebettet und $5-7\mu$ dick geschnitten. Ein Teil wurde

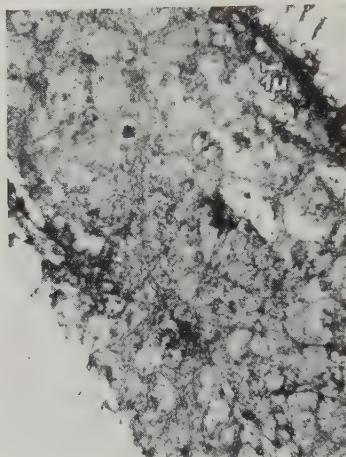


Abb. 2. Fettzellmembran. Nierenfett. Form. 1 : 10, Paraffinschnitt 5μ , Toluidinblau, Vergr. 3000fach

mit Toluidinblau angefärbt, unter Lupenkontrolle auf die befilmt Objektblende gebracht und nach Aufrocknung auf der Blende entparaffiniert. Ein anderer Teil der Schnitte wurde auf Objektträgern nach Gomori (Romeis 1948; vgl. auch von Herrath und Dettmer, 1951) versilbert. Dann wurden die Schnitte mit einer Rasierklinge vorsichtig vom Objektträger abgelöst, in Wasser aufgefangen und ebenfalls unter Lupenkontrolle auf befilmt Blenden gebracht. Der Vergleich mit entsprechenden Schnitten im Lichtmikroskop ermöglichte es, die Blenden mit jeweils bestimmten Stellen des Präparates zu beschicken. Man hat bei dieser Methode den Vorteil, das Gewebe in seiner natürlichen topographischen Lage untersuchen zu können.

Als Untersuchungsgerät diente ein Elektronenmikroskop, AEG-Zeiss, Typ E M 8/II, mit einer Strahlspannung von 40 KV.

Elektronenmikroskopische Befunde

Bei schwacher Vergrößerung (ca. 3—6000fach) ergibt sich ein ziemlich einheitliches Bild (Abb. 2). Die Membranen bestehen aus einer Grundsubstanz, in der mehr oder weniger dicht fibrilläre Strukturen liegen. Bei stärkeren Vergrößerungen (ca. 12 bis 40 000fach) wird das Bild unterschiedlich. Ein großer Teil der Membranen erscheint wie ein lockeres Maschennetz. Die Gerüststruktur ist durch feine Fibrillen gegeben, die z. T. noch von Grundsubstanzen umhüllt sind. Man hat den Eindruck, daß die zwischen den Fibrillen liegende Grundsubstanz, wohl infolge Schrumpfungsvorgängen bei der Auf trocknung auf der Blende, zerrissen ist und an den Fibrillen haftet. Darauf deuten die zahlreichen zipfligen Ausziehungen am Rande der Öffnungen hin. Dieser Schrumpfungs- und Zerreißungsprozeß ist nicht überall gleich stark, so daß an manchen Stellen die homogen erscheinende Grundsubstanz erhalten ist. Abb. 3 zeigt solche Partien

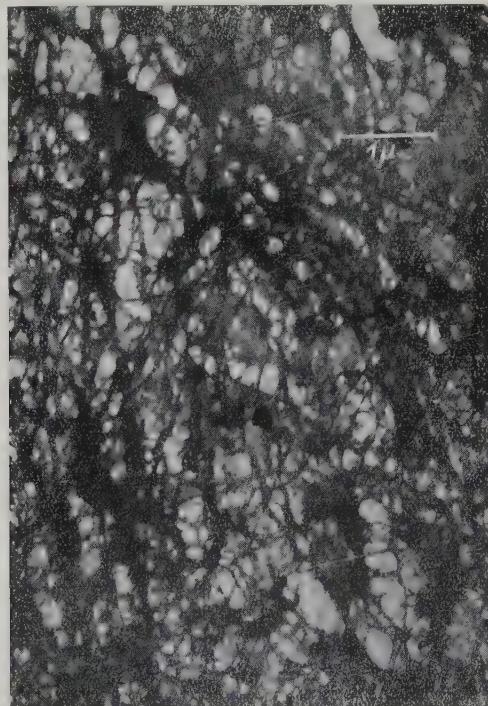


Abb. 3. Fettzellmembran, Nierenfett. Form. 1 : 10, Paraffinschnitt
5 μ , Toluidinblau
Vergr. 20000fach.

deutlich, das Maschennetz ist hier ziemlich dicht. Überall treten die fibrillären Strukturen hervor, allerdings zum großen Teil von Grundsubstanz umgeben. In anderen Präparaten erscheinen die Maschen viel größer und sind von sehr feinen Fibrillen durchsetzt. In Abb. 4 ist eine Membran wiedergegeben, in der die Fibrillen außerordentlich dicht nebeneinander liegen, und die Grundsubstanz zurücktritt. Man findet aber auch Stellen, die das umgekehrte Verhalten zeigen, d. h. die Grundsubstanz überwiegt, und die Fibrillen sind nur wenig sichtbar.

Ebenso wie die Dichte der Fibrillenanordnung ist ihre Dicke sehr unterschiedlich. Von sehr feinen Fibrillen (ca. 20 m μ) gibt es alle Übergänge zu dickeren. Es muß aber betont werden, daß erst nach Entfernung der umhüllenden Grundsubstanz durch Be- schallung oder fermentativen Abbau Aufschluß über die wirkliche Dicke der Fibrillen erhalten werden kann.

Die versilberten Präparate bestätigen den an unversilberten ge-

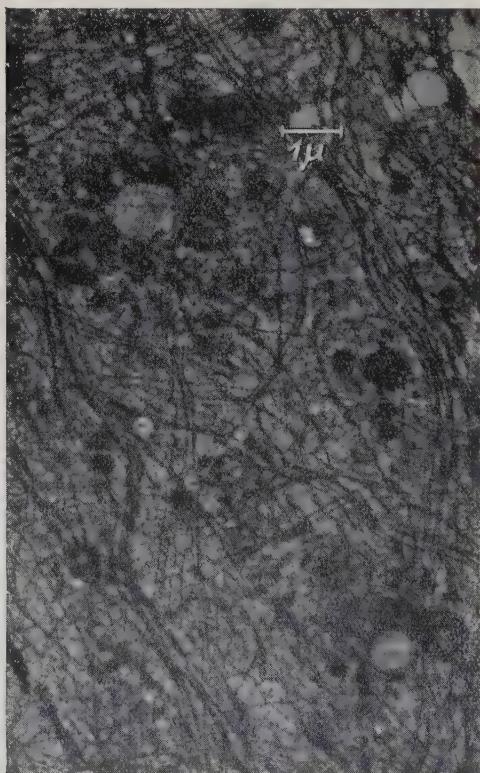


Abb. 4. Fettzellmembran. Nierenfett. Form. 1 : 10, Paraffinschnitt
5 μ , Toluidinblau.
Vergr. 12000fach.

wonnenen Eindruck. Abb. 5 zeigt die diffuse Verteilung der Silberkörner in der Grundsubstanz. An einigen Stellen liegen sie geordneter, lassen jedoch eine ausgesprochen fibrilläre Struktur vermissen. In Abb. 6 sind die Silbergranula deutlich Fibrillen angelagert, finden sich aber auch in der Grundsubstanz. In Abbildung 7 dagegen tritt die Versilberung der Grundsubstanz ganz zurück und die Silberkörner verteilen sich fast ausschließlich auf die Fibrillen (Abb. 6 und 3, sowie 7 und 4 sind versilberte bzw. unversilberte Schnitte der gleichen Präparate).



Abb. 5. Fettzellmembran, Nierenfett. Form. 1:10, Paraffinschnitt 7 μ , Versilberung nach Gomori.
Vergr. 20000fach.

Die Anordnung der Silberkeime auf der Fibrillenoberfläche läßt eine periodische Ordnung vermissen. Ähnliche Strukturen sind von von Herrath und Dettmer (1951) in der Milz, von Schwarz (1953) in der Cornea und von Pahlke (1954) in Achillessehnen menschlicher Feten beschrieben. Das Verhalten gegenüber Beschallung und Fermenten muß noch untersucht werden.

Besprechung der Befunde

Nach den bisher vorliegenden Befunden scheint die Fettzellmembran aus einer homogenen Grundsubstanz mit mehr oder weniger dichter Einlagerung von feinen Fibrillen zu bestehen. Die Fibrillen sind wenig differenziert, Kollagenfibrillen sind nicht

anzutreffen, außer vereinzelten am Rande gelegenen, die aber wohl nicht Bestandteil der Membran, sondern des umhüllenden Bindegewebes sind. Von welchen Bedingungen die größere oder geringere Dichte der Fibrillen abhängig ist, kann noch nicht gesagt werden. Es wäre möglich, daß gewisse Abschnitte der Membranen stärker in das umhüllende Bindegewebe eingeordnet, und damit fibrillenhaltiger sind. Auch das oben erwähnte unterschiedliche Ausbreiten der Membranen im histologischen Schnitt



Abb. 6. Fettzellmembran. Nierenfett. Form. 1:10, Paraffinschnitt 7 μ , Versilberung nach Gomori. Vergr. 20000fach.



Abb. 7. Fettzellmembran. Nierenfett. Form. 1:10, Paraffinschnitt 7 μ , Versilberung nach Gomori, Vergr. 12500fach.

könnte damit in Zusammenhang gebracht werden. Ebenso könnten Altersveränderungen auf die verschiedene Ausgestaltung der Fibrillen von Einfluß sein.

Die Verteilung der Silberkeime in den Membranen ist an das Vorhandensein von argyrophilen Substanzen gebunden. Man könnte sich vorstellen, daß es sich dabei um argyophile Gruppen von Polypeptidketten handelt, die auch die Grundlage der fibrillären Strukturen bilden. Bei Toluidinblaufärbung im histologischen Schnitt zeigen die Membranen Metachromasie, die für Polysaccharid-Schwefelverbindungen charakteristisch ist. Ob sich die Metachromasie bei allen Präparaten in gleicher Intensität findet, muß noch geklärt werden. Es wäre möglich, daß die Poly-

saccharide für die Permeabilität der Fettzellmembran verantwortlich sind.

Die Untersuchung der gleichen Schnitte im Lichtmikroskop ergab eine ungemein reiche Kapillarisierung, die fast an die Blutversorgung innersekretorischer Drüsen erinnert. Bei starker Vergrößerung kann man an vielen Stellen, besonders in Gefäßnähe, beobachten, daß sich innerhalb der Fettzellen am Rande mehrere kleine Vakuolen gebildet haben.

Die ausgedehnte Kapillarisierung muß Ausdruck eines intensiven Stoffwechselgeschehens sein. Die elektronenmikroskopischen Befunde erinnern an die von von Herrath und Dettmer (1951) beschriebenen Membranen in den lichtoptisch leeren Lücken zwischen den Reticulumzellen der Milz. Auch dort finden sich mehr grundsubstanzreiche Membranen mit diffus verteilten Silbergranula und solche mit ausgesprochen fibrillären Strukturen. Von Herrath (1953) hat sie als Grundhäutchen der Reticulumzellen angesprochen. Von manchen Autoren wird das Fettgewebe als Teil des reticuloendothelialen Systems angesehen. Die hier vorliegenden Befunde würden diese Ansicht unterstützen.

Die elektronenmikroskopischen Beobachtungen der Fettzellmembranen stehen erst im Beginn. Weitere Untersuchungen sind im Gang, die sich erstrecken auf: elektronenmikroskopische Beobachtungen verschiedener Fettgewebsarten (uni- und polyvakuoläres Fett, Fett aus verschiedenen Körperregionen und verschiedener Lebensalter) und des Fettgewebes nach experimentellen Einwirkungen (Fermente, Entnervung, Hunger), sowie histochemische Reaktionen (Perjodsäure-Leukofuchsinreaktion, Perjodsäure-Silbertetraminreaktion, metachromatische Färbungen).

Die erhobenen Befunde zeigen bereits, daß es sich lohnt, den Strukturen der Fettzellmembranen weiter nachzugehen. Besonders günstig ist die Tatsache der Durchstrahlbarkeit der Membranen, die eine fast lückenlose Anschauung vom licht- bis zum elektronenmikroskopischen Bild erlaubt.

Schrifttum

- Dettmer, N., Neckel, I. und Ruska, H.: Elektronenmikroskopische Befunde an versilberten kollagenen Fibrillen. Z. wiss. Mikrosk. **60** (1951), 290. — v. Herrath, E. und Dettmer, N.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Gitterfasern. Verh. Anat. Ges. 49. Vers. (1951). — Ders.: Z. wiss. Mikrosk. **60** (1951) 282. — v. Herrath, E. und

Lentz, H.: Elektronenoptische Befunde am Sinusendothel der menschlichen Milz. Verh. Anat. Ges. 51. Vers. (1953). — v. Herrath:, E. Die Morphologie des Retothelialen Systems. Verh. Dtsch. Ges. Pathol. 37. Tag. (1953). — Hoffmann, A.: Die Entwicklung des Fettgewebes beim Menschen. Anat. Anz. 97 (1949) 242. — Ders.: Z. mikrosk. anat. Forsch. 56 (1950) 415. — Pahlke, G.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Interzellulärsubstanz des menschlichen Sehnen gewebes. Z. Zellforsch. 39 (1954) 321. — Romeis, B.: Mikroskopische Technik. Leibniz-Verl., München 1948. — Schwarz, W.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Differenzierung der Cornea und Sklerafibrillen des Menschen. Z. Zellforsch. 38 (1953) 78. — Wassermann, F.: Die Fettorgane des Menschen. Z. Zellforsch. 3 (1926).

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn
(Direktor: Prof. Dr. K. Niessing)*

Untersuchungen über die Nervenzellen und Nervenverbindungen des Stirnorgans, der Epiphyse und des Subkommissuralorgans bei anuren Amphibien¹

Von

Andrejs Oksche

Mit 18 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 14. 8. 1954)

In meinen früheren Untersuchungen (l. c.) über das Stirnorgan (*Organon frontale*) (1952) und insbesondere über das Subkommissuralorgan der Anuren (1954) ergab sich bei der Frage nach den nervösen Beziehungen und nach dem Einbau dieser Organe in das System der übrigen Differenzierungen des Zwischenhirndaches und der Zwischenhirnkerne die Forderung, ihre nervösen Elemente und deren afferente und efferente Bahnen histologisch genauer zu analysieren. Die vorliegende Untersuchung hat den Zweck, die bisher bekannten Tatsachen zu überprüfen und durch eigene Befunde so zu ergänzen, daß, soweit bisher möglich, ein umfassenderes Bild von dem funktionellen Einbau und damit von der Bedeutung dieser aus dem Dach des Zwischenhirns differenzierten Organe entworfen werden kann, weiterhin um genaue Grundlagen für experimentelle Eingriffe zu schaffen, die notwendig erscheinen, nachdem wir auf wenig beachtete sowie auch bisher unbekannte Erscheinungsbilder cytodynamischer Vorgänge im Stirnorgan von *Rana temporaria* hingewiesen haben (1952), ebenso wie kürzlich (1954) auf Beziehungen zwischen dem System Stirnorgan-Epiphyse einerseits und dem Subkommissuralorgan andererseits. Unter Hinweis auf die zusammenfassende Darstellung von Bargmann im Handbuch der mikrosko-

¹ Durchgeführt mit dankenswerter Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

pischen Anatomie (1943), ferner auf die Spezialuntersuchungen von Dendy (1907), Tretjakoff (1915) und Holmgren (1919) (Cyclostomen); Holmgren (1918 a u. c) (Fische); Holmgren (1918 b), Winterhalter (1931) (Amphibien); Nowikoff (1910), Trost (1953 a, b u. c) und v. Hauffner (1953) (Reptilien), läßt sich zunächst allgemein sagen, daß von den efferenten Nervenverbindungen der Parietalorgane folgende Gebiete innerviert werden:

1. Ganglia habenularum,
2. Commissura caudalis,
3. Tectum des Mittelhirns.

Besonders hervorzuheben sind die grundlegenden Arbeiten von Holmgren, der mit einer spezifischen Methylenblau-Methode die Nervenverbindungen der Parietalorgane untersucht hat. Er hat für junge, eben erst ausmetamorphosierte Temporarien eine grundlegende Beschreibung der nervösen Elemente des Stirnorgans und der Epiphyse gegeben. Seitdem hat kein Untersucher dieser Organe bei anderen Arten, auch nicht Winterhalter (1931), neurohistologische Verfahren mit gleicher Genauigkeit angewandt. So kommt es, daß wir bis heute nicht in der Lage sind, die Elemente nervöser Tätigkeit im Stirnorgan und in der Epiphyse exakt zu vergleichen. Es gibt sogar keine spezifische Darstellung ihres Feinbaus bei erwachsenen Temporarien.

Die durch Injektion vorgenommene und in ihrem Erfolg am Stück beobachtete Methylenblau-Methode Holmgrens ist vorzüglich für die Erfassung des Zusammenhangs der nervösen Elemente geeignet. Die Versilberung hat den Vorzug der Darstellung feinster Differenzierungen. Die von Holmgren gelegentlich angewandte Versilberung nach Cajal diente, genau wie das von Winterhalter durchgeführte Bielschowsky-Verfahren nur der Darstellung der Bahnen der Parietalorgane in ihrem peripheren Verlauf, nicht aber einer genauen neurohistologischen Analyse der Parietalorgane selbst.

Material und Methode

Es wurden untersucht adulte ♂ und ♀ Vertreter der folgenden vier Anurenarten: *Rana esculenta* L., *Rana temporaria* L., *Bufo vulgaris* L. und *Xenopus laevis* Daudin.

Die frisch entnommenen Gehirne wurden nach entsprechender Fixierung (s. unten) in Paraffin über Methylbenzoat-Benzol, Chloroform, Zedernholzöl und Terpineol eingebettet.

Bei sagittaler, frontaler und tangentialer Schnittführung wurden lückenlose Serien mit einer Schnittdicke von 10—12 μ hergestellt. Folgende technische Verfahren wurden an den Schnitten vorgenommen:

1. Versilberung.

a) nach Bodian. Das Material wurde nach der 1. und 5. Vorschrift von Bodian (s. Mikroskopische Technik von Romeis), mit 4% Formol und nach Bouin fixiert. Nach der 1. Vorschrift erhielten wir die besten Ergebnisse. Die Einbettung erfolgte über Methylbenzoat-Benzol, Chloroform, Zedernholzöl und Terpineol mit stets gleichbleibendem Erfolg. Die Versilberung gelingt auch nach längerer Entkalkung des Schädeldachs in 7,5% Salpetersäure (zur Darstellung der nervösen Stirnorganbahn in ihrem ganzen Verlauf bis zur Epiphyse).

b) nach Cajal am Stück. Fixierung nach Cajal in 96% Alkohol 24 Stunden (Methode II, s. Romeis). Dabei wurden ähnliche Erfolge erzielt wie seinerzeit von Holmgren. Dieses Verfahren ist nicht besonders geeignet.

c) nach Schultze-Gros, modifiziert nach Jabonero. Fixierung mit neutralem Formol. Das Fibrillenbild kann außerordentlich fein dargestellt werden. Das Verfahren ist aber weniger geeignet für aufgeklebte Paraffinschnitte.

d) nach Golgi-Bubenaite am Stück. Fixierung mit Formol 1:9. Die Methode war an unseren Objekten erfolglos ebenso wie die von Holmgren (1918) angewandten Modifikationen.

2. Färbung der Nissl-Substanz mit 0,1% und 0,5% Toluidinblau.

3. Färbung der Markscheiden

a) Fixierung mit Kalumbichromat-Formol-Eisessig-Gemisch nach Ciaccio. Nachchromierung. Färbung mit Sudan III in der Zubereitung von Ciaccio und Sudanschwarz.

b) Fixierung nach Regaud mit Kalumbichromat-Formol und Nachbehandlung mit 2% Osmiumsäure (Hoerr).

4. Weiter wurden noch die folgenden Verfahren angewandt: Eisenhämatoxylin (Heidenhain) und Molybdänhämatoxylin (Held) waren sehr geeignet für die Darstellung der Nervenbahnen der Parietalorgane in ihrem peripheren Verlauf. Die allerfeinsten Fasern gelangten mit diesen Methoden nicht zur Darstellung. Sie dienten nur zum Vergleich mit den Silberpräparaten. Es wurde auch mit Chromhämatoxylin (Gomori) gefärbt.

Das Material war in Susa, Bouin, Zenker, Kaformacet, Ciaccio und in 4% Formol fixiert.

Auch Supravitalfärbung mit 1% Trypanblau-Eisessig-100% Alkohol Gemisch nach Vonwiller ergab ein feines Nervenfasernbild.

Das Stirnorgan

Um dem Leser einen Überblick über das Stirnorgan verschaffen zu können, habe ich im folgenden die wesentlichsten Daten im Zusammenhang dargestellt. Dabei sind meine eigenen (s. l. c.), die allgemeine Beschreibung betreffenden Befunde mit eingebaut worden.

Das Stirnorgan der Anuren liegt in der Medianebene auf oder in der Nähe der Verbindungsline der vorderen Augenränder. Bei *Rana esculenta* befindet sich über dem Stirnorgan der helle mediane Kopfstreifen. *Rana temporaria* besitzt an dieser Stelle einen pigmentarmen, punktförmigen Fleck, der aber sehr stark variiert und sogar vollständig fehlen kann. Das Stirnorgan von *Xenopus laevis* ist in seiner sehr oberflächlichen Lage durch ein kleines, in der Pigmentierung von der übrigen Haut nicht unterscheidbares Höckerchen markiert. Bei adulten Vertretern der Art *Bufo vulgaris* findet man keinen äußeren Hinweis auf die Lage des Stirnorgans, die Larven besitzen aber den für *Rana temporaria* beschriebenen Fleck.

Eine bogenförmige Erhebung des Stratum compactum corii überdacht das Stirnorgan und trennt es von der Epidermis. Bei *Xenopus laevis* ist die Erhebung so stark und ihre Bindegewebschicht so dünn, daß das Stirnorgan der Außenwelt geradezu entgegengedrängt zu sein scheint (Abb. 1 e). *Rana esculenta* steht in dieser Beziehung *Xenopus laevis* nicht viel nach (Abb. 1 a). Bei *Rana temporaria* ist der trennende Bindegewebsbogen wesentlich dicker (Abb. 1 b u. c) und erreicht bei *Bufo vulgaris* eine ganz besondere Dichte (Abb. 1 d).

Das Stirnorgan von *Rana esculenta* und *Xenopus laevis* ist groß, pilzförmig (Abb. 1 a u. e), bei *Rana temporaria* schwankt es von einer für die oben erwähnten zwei Arten charakteristischen Größe (Abb. 1 b) bis zu winzig kleinen Gebilden (Abb. 1 c) und kann sogar vollständig fehlen. Ähnliche Unterschiede sind auch für *Bufo vulgaris* kennzeichnend, nur finden wir hier den Rückbildungszustand noch viel häufiger.

Das gut ausgebildete Stirnorgan besitzt folgende Bauelemente: 1. Sinneszellen, 2. Ganglionzellen und 3. Zellen, die sehr aktiven Kernstoffwechsel haben. Man hat sie bis jetzt sowohl im Stirnorgan als auch in der Epiphyse mit dem Namen „Stützzellen“ belegt, der sie jedoch keineswegs vollständig charakterisiert. Wie wir 1952 und 1954 zeigen konnten, bilden diese Zellen Eiweißkörper in größeren Mengen. Sie erinnern in ihrem Kernstoffwechsel weitgehend an Pinealzellen der Säugetiere. Wir haben deshalb diese letztere Bezeichnung auch bei den Anuren angewendet.

Die stäbchenförmigen Sinneszellen umsäumen die Lichtung des Stirnorgans, die bei adulten Tieren gewöhnlich recht eng und

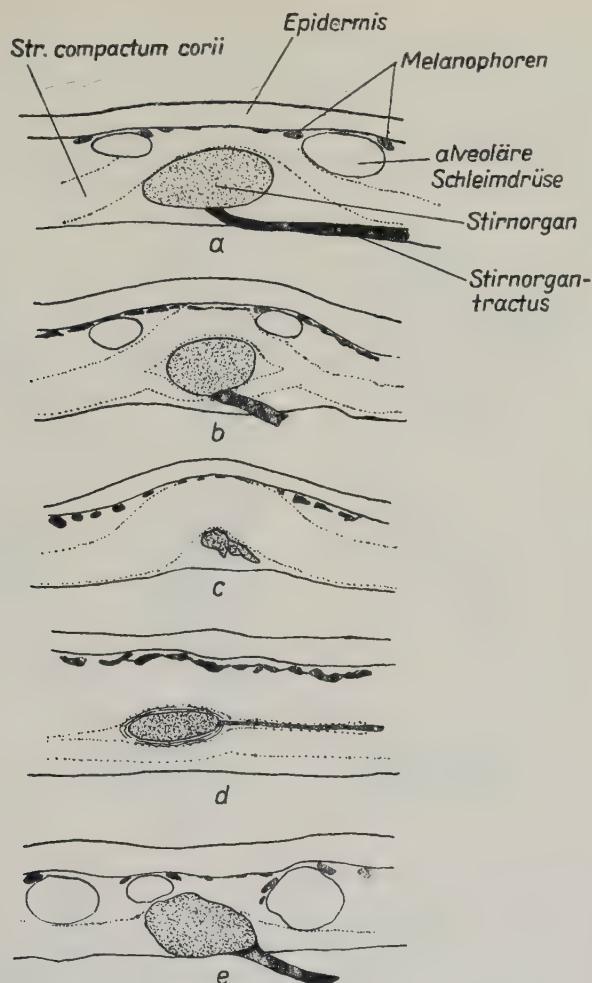


Abb. 1. Medianschnitt durch das Stirnorgan eines adulten Anuren. a) *Rana esculenta*, b) und c) *Rana temporaria*, d) *Bufo vulgaris*, e) *Xenopus laevis*. b) und c) illustrieren deutlich die große Variabilität des Stirnorgans bei *Rana temporaria*. In c) fehlt die Nervenbahn des Stirnorgans. a) d) und e) zeigen das Durchschnittsbild bei den entsprechenden Arten. Gezeichnet nach Mikroaufnahmen. Vergr. etwa 1 : 140, auf $\frac{4}{5}$ verkl.

spaltförmig ist. Sie häufen sich in der unteren Wand, und ihre Sinnesfortsätze sind der Außenwelt zugekehrt. In kleinen, gewöhnlich lumenfreien Stirnorganen fehlen sie vollständig. Hier treten die sekretorisch tätigen Zellen in den Vordergrund (Oksche, 1954). Vereinzelte Sinneszellen können auch noch bei Vögeln und sogar bei Säugetieren in der Wandung von Epiphysenfollikeln vorkommen (s. bei van de Kamer). Die einzige genaue Charak-

terisierung der Ganglienzellen des Stirnorgans stammt von Holmgren. Sie sind bei jungen Temporarien birnförmig und entsenden einen Fortsatz, der in den Achsenzylinder ausläuft. Die Dendriten strahlen vom basalen Teil dieses Fortsatzes ab oder entspringen direkt am Zelleib. Es handelt sich offenbar um multipolare Ganglienzellen (Verf.). Sie bilden den Tr. pinealis.

Die sekretorisch tätigen „Stützzellen“ hält Holmgren für versprengte Sinneszellen.

Die Analyse des Feinbaues auf Grund von eigenen Befunden soll zuerst bei *Rana esculenta* erfolgen, denn hier liegen durch

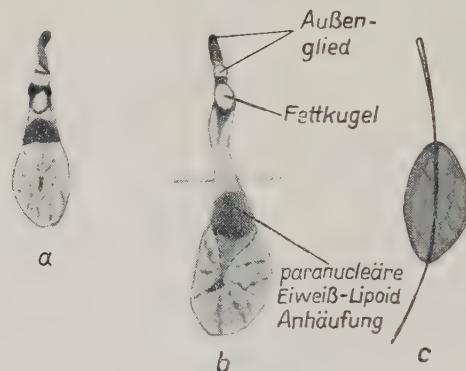


Abb. 2. Sinneszellen a) aus dem Stirnorgan und b) aus der Epiphyse einer adulten *Rana esculenta*. Beachte in b) die Beziehungen einer nucleären Kernstraße zur paranukleären Eiweiß-Lipoid-Anhäufung. Fixierung nach Ciaccio. Nachchromiert. c) Sinneszelle mit axialer versilberter Fadenstruktur. Bodian. *Rana esculenta*. Vergr. etwa 1:1700, auf $\frac{1}{2}$ verkl.

die vollständige Differenzierung Verhältnisse vor, die allgemein gültige Bauprinzipien in musterhafter Klarheit zeigen. Die an den übrigen drei untersuchten Arten, nämlich *Rana temporaria*, *Bufo vulgaris* und *Xenopus laevis*, gewonnenen Befunde sollen vergleichend betrachtet werden, wobei Unterschiede klar herausgestellt werden sollen.

Sinneszellen. Sinneszellen mit vollständig differenzierten Sinnesstrukturen konnten eindeutig im Stirnorgan der adulten *Rana esculenta* nachgewiesen werden (Abb. 2 a). Die spezifischen Sinnesstrukturen erweisen sich als ein Eiweiß-Lipoid-Komplex. Im Silberpräparat kann ein axialer, gelegentlich an seinem Ende doppeltkonturierter Faden dargestellt werden. Näheres über die Beziehungen solcher Fäden zu den Ganglienzellen findet sich in der Darstellung der gleichartig gebauten Epiphysensinneszellen (s. Abb. 2 c).

Ganglienzellen. Wir haben in der Literatur keine Angaben über die Nissl-Substanz der Ganglienzellen des Stirnorgans und der Epiphyse gefunden. Da aber die Nissl-Substanz für die Unterscheidung erregungsleitender und Stoffe bildender Ganglienzellen (Greving 1928, 1935; Goslar u. Tischendorf

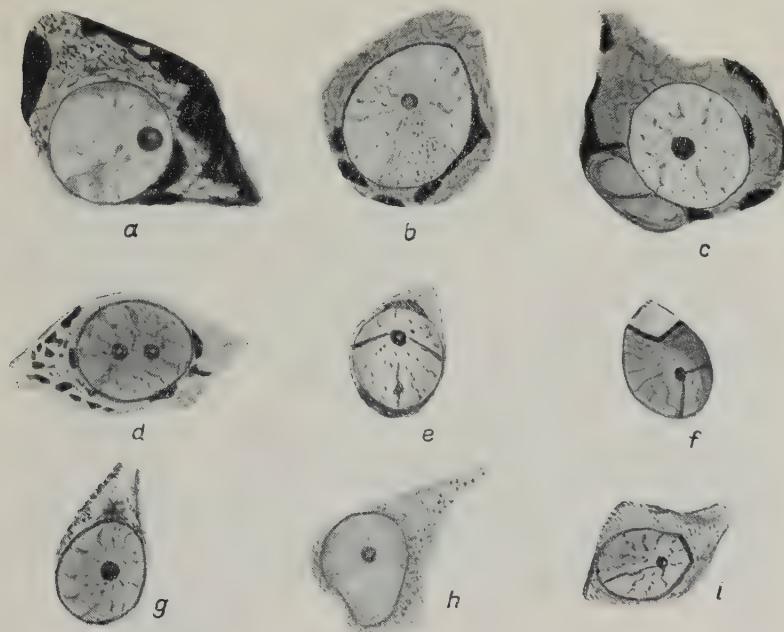


Abb. 3. Ganglienzellen. a) aus der Pars magnocellularis nuclei praopticci, b) Stirnorgan: 3. (vegetativer) Typ (s. Text). Beachte die straßenartige Verdichtung im Zellkern vom Nucleolus bis zur Kernmembran, c) Stirnorgan, 3. Typ. d) Große Zelle vom vegetativen Typ. Die Zellen des 3. Typs finden sich in übereinstimmender Ausbildung bei allen vier untersuchten Arten. e) lichtungsnaher Ganglienzelle vom 1. Typ. *Rana esculenta*. f) „Pinealzelle“. *Rana esculenta*. g) und h) Stirnorgan: 2. Typ (Ganglienzellen der Stirnorganbahn). *Rana esculenta*, i) Epiphyse. Unipolarer Typ. In gleicher Ausbildung bei allen vier untersuchten Arten. Vergr. etwa 1:1700, auf $\frac{4}{5}$ verkl.

1953) und für die Beurteilung ihres Funktionszustandes (zusammenfassende Darstellung bei Hydén, 1952) von wesentlicher Bedeutung ist, haben wir diese mit der Nissl-Färbung untersucht.

1. Bei *Rana esculenta* liegen eine größere Anzahl mittelgroßer Ganglienzellen unter der Schicht der Sinneszellen (Abb. 5). Sie besitzen eine feingranulierte, gleichmäßig verteilte Nissl-Substanz (Abb. 3 e). Im Silberpräparat erscheinen sie multipolar (Abb. 4 a u. b). Ihre Dendriten reichen an den basalen Abschnitt der Sinneszellen heran.

2. In tieferen Lagen des Stirnorgans, in der Nähe des Abgangs des Stirnorgantractus findet man eine zweite Lage multipolarer Ganglienzellen (Abb. 5). Diese sind größer als die lumennahen und reicher an gleichmäßig verteilter, feinkörniger Nissl-Substanz (Abb. 3g u. h). Sie entsenden ihre Neuriten in die am

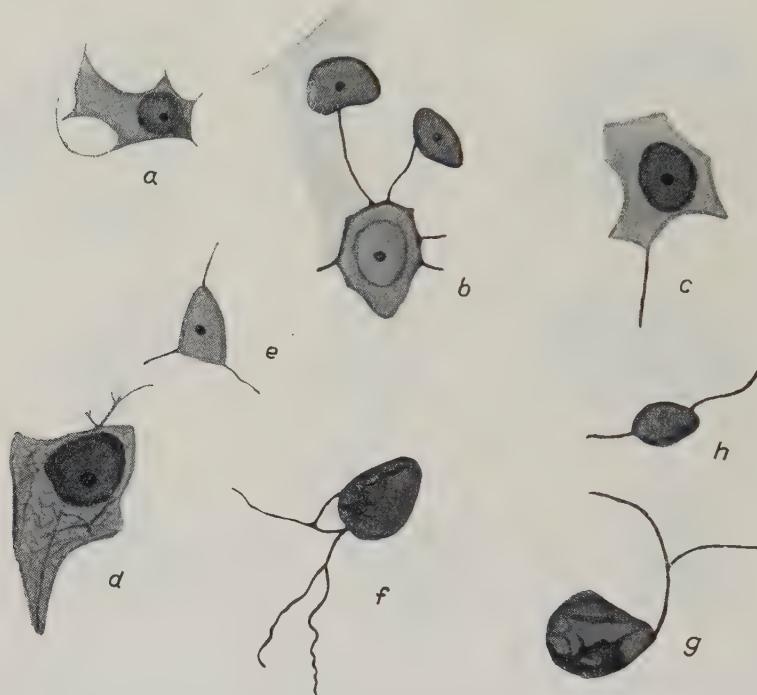


Abb. 4. Ganglienzellen a) Stirnorgan. 1. Typ, b) Stirnorgan: 1. Typ in Verbindung mit 2 Sinneszellen. c) und d) Stirnorgan: 2. Typ. e) „Pinealzelle“. Stirnorgan. Alle bei *Rana esculenta*. f) und g) pseudounipolare Ganglienzellen aus der Epiphyse, h) bipolare Ganglienzelle aus der Epiphyse. Kommen in gleicher Form bei allen vier untersuchten Arten vor. Hier bei *Bufo vulgaris*. Vergr. etwa 1:1700, auf $\frac{1}{2}$ verkl.

inneren Pol des Stirnorgans entstehende Nervenbahn. Es erscheint fragwürdig, ob diese tiefer liegenden Ganglienzellen mit ihren Dendriten noch die Sinneszellen erreichen können. Es ist wahrscheinlich, daß in diesen Ganglienzellen die von den lumennahen Ganglienzellen kommende Erregung umgeschaltet wird.

3. Außer diesen zwei Ganglienzelltypen kommen noch riesige multipolare Ganglienzellen vor, die einen großen runden Kern mit einem sehr großen Nucleolus besitzen (Abb. 5). In einigen dieser Zellen haben wir Neurofibrillen gesehen. Besonders hervor-

zuheben ist die gänzlich andere Struktur, Lagerung und Menge der Nissl-Substanz (s. Abb. 3 b u. c). Sie ist grobschollig an der Kernmembran und an der Zellperipherie angehäuft und wesentlich reichlicher vorhanden als bei den ersten zwei Typen. Man darf vermuten, daß es sich bei den großen Ganglienzellen um Repräsentanten des vegetativen Typs handelt, zumal sie den Zellen der Pars magnocellularis nuclei praopticus der Anuren sehr ähnlich sind (Abb. 3 a).



Abb. 5. Medianschnitt durch das Stirnorgan einer adulten *Rana esculenta*. Beachte das feine Fasergeflecht im Stirnorgan. 1 — Ganglienzelle vom 1. Typ, 2 — Ganglienzelle vom 2. Typ, 3 — Riesenganglienzelle vom 3. Typ. Bodian. Vergr. etwa 1 : 425.

„Pinealzellen“ („Stützzellen“). Das silberimprägnierte Stirnorgan ist bei *Rana esculenta* von einem dichten Geflecht durchzogen. In diesem Geflecht befinden sich Dendriten und Neuriten der Ganglienzellen und feine, plasmatische Ausläufer der „Stützzellen“ (Abb. 4 e), die wir auf Grund ihrer Kernaktivität als Pinealzellen bezeichnen möchten. Es handelt sich nicht um Nervenzellen, denn Neurofibrillen und Nissl-Substanz fehlen, wohl aber lassen sich an der Kernmembran Verdichtungen feststellen, die, zum Nucleolarapparat gehörend, mit der Eiweißsynthese zusammenhängen, niemals aber frei im Cytoplasma vorkommen. Dieser Zone der Kernmembran werden höhere Eiweißkörper und

Lipoide angelagert (Abb. 3 f). Aktive Pinealzellen sind im Stirnorgan von *Rana esculenta* recht häufig. Es hat also neben seiner Tätigkeit als Sinnesorgan noch andere, mit der Bildung von Eiweißsubstanzen und Lipoiden einhergehende, sekretorische Aufgaben.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die am Stirnorgan der adulten Esculenten vorliegenden Verhältnisse mit den Befunden Holmgrens an jungen Temporarien fast vollständig übereinstimmen.

Die Differenzierung des Stirnorgans von *Xenopus laevis* stimmt mit der von *Rana esculenta* weitgehend überein.

Dagegen hat das Stirnorgan von *Rana temporaria* im Laufe der Individualentwicklung stark an seiner Bedeutung als nervöses Organ eingebüßt. Seine Rückbildung ist nicht einheitlich, was aus den zwei in der Abb. 1 b u. c gegenübergestellten Fällen klar ersichtlich ist.

In dem der Lage des Stirnorgans entsprechenden Gebiet ist das Coriumpigment gewöhnlich weniger stark zurückgebildet als bei *Rana esculenta*. Über die größere Dicke des bedeckenden Coriumbogens war bereits in der allgemeinen Beschreibung die Rede. Das Gebiet eines vollkommen geschwundenen Stirnorgans wird durch eine sehr starke Bindegewebswucherung ausgefüllt.

Der verschieden starken Rückbildung entspricht der Grad der nervösen Differenzierung. Vereinzelte Sinneszellen kommen nur in großen Stirnorganen vom *Esculenta*-Typ vor. Häufig findet man um kleine runde Lichtungen follicelartig gruppierte Zellen mit dem Aussehen von sezernierenden Ependymzellen, die offenbar umdifferenzierte Sinneszellen sind. Man findet sie neben Sinneszellen auch in der Wandung der Hauptlichtung.

Die Anzahl der Ganglienzellen entspricht der fortschreitenden Entdifferenzierung. Die den Stirnorgantractus bildenden Zellen sind bipolar oder unipolar. Vielleicht erklärt sich das Fehlen von multipolaren Ganglienzellen aus dem weitgehenden Schwund der Sinneszellen. Man vermißt die von Esculenten her bekannte bevorzugte Lagerung der Ganglienzellen um die Lichtung und am Tractusabgang. Stets fallen aber die großen, vermutlich vegetativen Ganglienzellen auf. Sie konnten auch beim vollständigen Fehlen des Stirnorgantractus nachgewiesen werden. Sie zeigen Nucleolaraktivität, in deren Mittelpunkt die Bildung von intranukleären Kolloidkugeln steht (Oksche 1952, 1954).

Es gelang uns nicht bei *Rana temporaria* die Ausläufer der Pinealzellen mit derselben Deutlichkeit wie bei *Rana esculenta* darzustellen. Sie sind aber sehr stoffwechselaktiv und beherrschen durch die morphologische Mannigfaltigkeit und Menge der von ihnen gebildeten Eiweiß-Lipoid-Komplexe das Zellbild, das sehr stark an eine Drüse erinnert. Da die nervösen Elemente wenig zahlreich sind, kann man die sekretorische Aktivität nicht in Beziehung zur Funktion der Nervenzellen setzen.

Bei *Bufo vulgaris* ist die Rückbildung des Stirnorgans noch stärker als bei *Rana temporaria*. Zwischen dem Stirnorgan und der Epidermis entfaltet sich das Corium zu einer dicken, straff gefügten Lage. Die Corium-Melanophoren zeigen keine, der Lage des Stirnorgans entsprechende Aussparung (Abb. 1 d). Die Rückbildung des Stirnorgans zeigt sich auch in seinem Zellbild. Die nervösen Elemente sind weitgehend verschwunden, und trotzdem ist die sekretorische Aktivität sehr gering. Es finden sich vereinzelte große Ganglienzellen vom 3. Typ.

Der Stirnorgantractus

Die Anzahl der im Stirnorgan vorkommenden Ganglienzellen läßt vermuten, daß bei *Rana esculenta* und *Xenopus laevis* ein starker, bei *Rana temporaria* ein in seiner Stärke sehr unterschiedlicher und bei *Bufo vulgaris* ein schwacher Stirnorgantractus vorkommt. Diese Überlegung wird durch die Befunde bestätigt und durch die Abbildung 1 illustriert.

Bei *Rana esculenta* und *Xenopus laevis* liegen die Neuriten dicht gelagert im Bündel, bei *Rana temporaria* und *Bufo vulgaris* ist der Tractus nicht selten bindegewebig durchsetzt.

Beziehungen der Nervenfasern der Haut zum Stirnorgan

Holmgren stellt fest, daß Nervenfasern der Haut den Stirnorgantractus begleiten können, später ihn aber verlassen und, sollten sie auch in das Stirnorgan eindringen, so würde es sich dabei um ein bedeutungsloses Durchwandern handeln. Wir haben solche Nervenfasern gerade bei adulten Temporarien im Gegensatz zu *Rana esculenta* sehr häufig beobachtet.

Sieht man, wie fein sich diese Fasern in der Kapsel des Stirnorgans aufzweigen und seinen Zellverband umspinnen, so möchte man sie doch für das Stirnorgan nicht für bedeutungslos halten.

Die Epiphyse und ihre afferenten und efferenten Nervenverbindungen

Die Epiphyse der Anuren ist ein hohler, mit dem 3. Ventrikel kommunizierender Schlauch, der dem Zwischenhirndach dicht anliegt. In Übereinstimmung mit dem Stirnorgan ist die Epiphyse differenziert in Sinnes- und Ganglienzellen und eine dritte Zellart, die von den meisten Autoren als „Stützzellen“ bezeichnet werden.

Obwohl über die Epiphyse verschiedener Anuren eine Reihe von Untersuchungen vorliegen, ist sie bisher zu wenig in Hinsicht der Feinstruktur vergleichend betrachtet worden. Die Darstellung ihrer afferenten und efferenten Nervenverbindungen ist für experimentelle Untersuchungen noch lückenhaft.

Als Grundlage der folgenden Untersuchung, die hier Klarheit schaffen soll, seien die Befunde von Holmgren (1918) an jungen metamorphosierten Temporarien im folgenden dargestellt.

Die vom Stirnorgan kommende Nervenbahn, von Holmgren Tr. pinealis genannt, durchdringt die Schädeldecke und tritt in das distale Ende der Epiphyse ein. Von dort zieht sie, in der dorsalen Epiphysenwand eingebettet, nach kaudal und wird allmählich durch einstrahlende Neuriten verstärkt, die von unipolaren Epiphysenganglienzellen abstammen, die mit Epiphysensinneszellen zusammenhängen sollen. Von einer Endigung der Stirnorganneuriten in der Epiphyse ist jedoch keine Rede. Kleine Nervenbündelchen können auch in der ventralen Epiphysenwand entstehen. Der Tr. pinealis verläßt die Epiphyse auf dem Wege ihres Schaltstücks und zieht weiter zur Commissura caudalis, von deren Fasermassen überlagert. Der Tr. pinealis verliert sich allmählich, indem Fasern nach beiden Seiten ausstrahlen. Sie sind nach kurzem Verlauf nicht mehr von den Fasern der Commissura caudalis zu unterscheiden. Die Bezeichnung Tr. pinealis wird von Holmgren für den ganzen Verlauf der Bahn — vom Stirnorgan bis zur Commissura caudalis — gebraucht.

Van de Kammer (1949) und v. Haffner (1951) fanden bei *Xenopus laevis*, daß ein Nerv das Stirnorgan mit dem Gebiet der Commissura habenularum verbindet. v. Haffner allerdings gelang der Nachweis nur bei jungen Larven. Den Tractus pinealis im Schaltstück konnte v. Haffner nicht nachweisen.

Weiterhin findet sich aber bei Kreht (1940) eine in Literaturzusammenstellungen unbeachtete Angabe über markhaltige Fasern des „Nervus parietalis“ bei *Xenopus*.

Es galt nun:

1. die Struktur der nervösen Elemente festzustellen und sie zu klassifizieren;
2. die Art der Verbindung der nervösen Elemente untereinander zu klären;
3. festzustellen, ob die Stirnorganneuriten die Epiphyse wirklich passieren oder in ihr endigen.

Folgende Befunde wurden erhoben:

Zu 1. und 2.

Sinneszellen. Kürzlich konnte gezeigt werden (Oksche, 1954), daß die spezifischen Strukturen dieser Zellen ein Eiweiß-

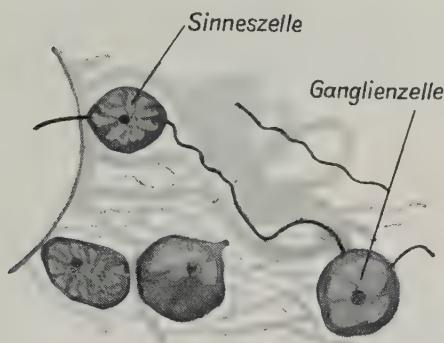


Abb. 6. Verbindung einer bipolaren Ganglienzelle mit einer Sinneszelle. Gültig für alle vier untersuchten Arten. Hier dargestellt bei *Bufo vulgaris*. Bodian. Vergr. etwa 1 : 1700, auf $\frac{4}{5}$ verkl.

Lipoid-Komplex sind, wie wir ihn in ähnlicher Weise in den retinalen Sinneszellen finden (Lillie, 1943). Dieses gilt sowohl für die Sinneszellen des Stirnorgans als auch der Epiphyse. Mit Silbermethoden läßt sich in beiden ein axialer, die Zelle durchziehender Faden darstellen.

Ganglienzellen. Im Silberpräparat finden sich, ähnlich wie bei der Methylenblaufärbung Holmgrens, pseudounipolare und bipolare Ganglienzellen (Abb. 4 f, g u. h), die auf der einen Seite mit Sinneszellen in Verbindung stehen (Abb. 6), auf der anderen Seite mit einer efferenten Faser in den Epiphysentractus einstrahlen. Diese Ganglienzellen enthalten nach unseren Untersuchungen geringe Mengen feinkörniger Nissl-Substanz (Abb. 3 i). Die Verbindung der Ganglienzellen mit den Sinneszellen stellt sich im Silberpräparat anders dar als im Methylenblaupräparat Holmgrens. Er sah einen dichten Filz dendri-

tischer Endverzweigungen mit den Stäbchenfüßen in Verbindung treten, wir stellten immer nur eine, bis zum Zellkern der Sinneszelle reichende oder sich in den axialen Sinneszellfaden fortsetzende Silberfaser dar (Abb. 6 u. 2c). Ähnlich wie im Stirnorgan kommen auch in der Epiphyse große Ganglienzellen vom vegetativen Typ vor. Ihr Nissl-Bild stimmt mit dem der entsprechenden Stirnorganzellen überein: grobe, unregelmäßig verteilte, kernnahe oder periphere Nissl-Schollen. Nur ist dieser Zelltyp in der Epiphyse etwas kleiner (Abb. 3d). Sie sind offenbar mit den von Holmgren als seltener bezeichneten multipolaren Zellen identisch.

„Pinealzellen“ („Stützzellen“) zeichnen sich aus durch das Vorhandensein von Kernkappen und Kernkugeln, die für nucleoläre Eiweißsynthese sprechen (Oksche, 1952 u. 1954). Ihre Kernkugeln gleichen entsprechenden Kerneinschlüssen bei Säugetieren. Sie sind in der Anurenepiphyse weniger zahlreich als im Stirnorgan. In der Epiphyse gelingt es im Gegensatz zum Stirnorgan nicht, die plasmatischen Ausläufer dieser Zellen darzustellen. Es lassen sich aber mit Silbermethoden in der Zirbelwand feine Fasern darstellen, die weder als Dendriten noch als Neuriten identifiziert werden können.

Zu 3.

Bei der Klärung der Frage nach den afferenten und efferenten Nervenverbindungen der Epiphyse, gehen wir von der adulten *Rana esculenta* aus, da bei ihr das Stirnorgan durchweg nicht reduziert ist.

In den Schnittserien zeigt sich, daß die von den Ganglienzellen des Stirnorgans stammenden Nervenfasern in ihrem in der Epiphyse eingebetteten Verlauf nach und nach in latero-ventrale Richtung ausstrahlen. Ihre feinsten Verzweigungen sind in der unmittelbaren Umgebung von Ganglienzellen zu finden, die in der Epiphysenwand den Sinneszellen zugeordnet sind oder auch den Tractus in seinem Verlauf begleiten (Abb. 7). Diese Faserabgabe allein schließt aber nicht aus, daß ein Teil der Stirnorganneuriten dennoch die Epiphyse passieren und zur Commissura caudalis ziehen könnte. Obwohl man den endgültigen Beweis nur aus dem Durchtrennungs- und Degenerationsbefund erwarten kann, spricht folgender sich regelmäßig wiederholender Befund gegen ein Passieren der Epiphyse:

Vergleicht man nämlich die Stärke des in die Epiphyse ein-

tretenen Stirnorgantractus mit dem Tractus im Schaltstück der Epiphyse, so fällt auf, daß die die Epiphyse verlassende Nervenbahn keine Dickenzunahme erfahren hat. In manchen Fällen ist sie sogar dünner. Diese Verhältnisse sind ersichtlich aus Abb. 8, die den Stirnorgan- und Epiphysentractus einer adulten *R. esculenta* in verschiedenen Abschnitten ihres Verlaufs darstellt. Würden viele Stirnorganneuriten durchlaufen, so müßte im Schaltstück eine erhebliche Dickenzunahme des Tr. pinealis zu ver-

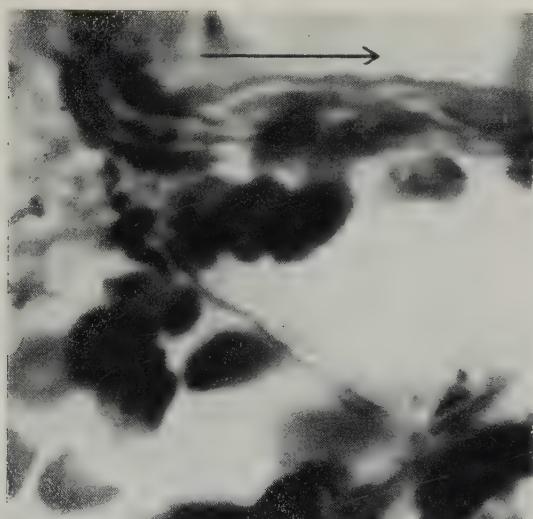


Abb. 7. Nervenfasern verlassen nach dem Eintritt in die Epiphyse den Stirnorgantractus und verzweigen sich in der Lichtungswandlung. Der Pfeil gibt die rostro-kaudale Verlaufsrichtung des Tractus an. *Rana esculenta* Bodian. Vergr. etwa 1:850.

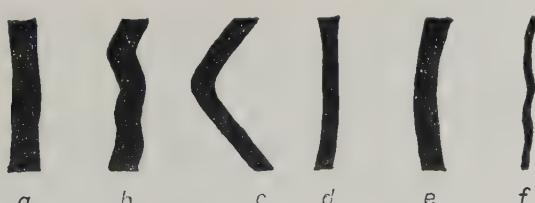


Abb. 8. Stärke der Stirnorgan- und Epiphysenbahn in verschiedenen Abschnitten ihres Verlaufs. Sagittalserie. *Rana esculenta* (Stirnorgan s. Abb. 5). a) Stirnorgantractus kurz nach seinem Abgang von der Haut in den dorsalen Lymphsack übertretend, b) am Rande des Plexus chorioides ventriculi III, c) Eintritt in das distale Epiphysenende. Dickenabnahme durch Faserabgabe (s. Abb. 7), d) dorsales Epiphysenbündel im mittleren Drittel der Epiphyse, e) der das Schaltstück verlassende Epiphysentractus, f) Verjüngung des Epiphysentractus im Gebiet der Commissura caudalis. Nach Mikroaufnahmen gezeichnet. Vergr. etwa 1:425, auf $\frac{2}{3}$ verkl. Der rechts-links Durchmesser verhält sich wie folgt: Stirnorgantractus a: Epiphysentractus e = 4,5:3.

zeichnen sein, da ja die zahlreichen Epiphysenneuriten hinzukommen würden.

Mit großer Wahrscheinlichkeit endigt daher der Stirnorgantractus bei den meisten Anurenarten in der Epiphyse, und wir haben im Epiphysenschaltstück einen allein aus Epiphysenneuriten bestehenden Tractus. In der dorsalen Epiphysenwand laufen die Stirnorganneuriten mit den einstrahlenden Epiphysenneuriten (Abb. 10) gemeinsam. Je weiter der Tractus nach kaudal gelangt, um so weniger Stirnorganneuriten dürften in ihm zu finden sein.

Wir dürfen schließen, daß es für die Epiphyse einen afferenten Stirnorgantractus und einen efferenten Epiphysenttractus gibt.

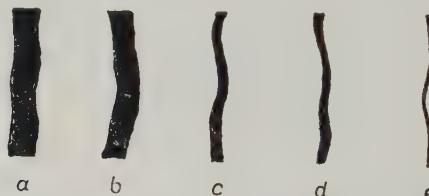


Abb. 9. Stärke des Epiphysenttractus im Bereich vom Schaltstück bis in das rostrale Drittel des Subkommissuralorgans. a) *Rana esculenta* in typischer Stärke, b) *Rana temporaria* (Epiphyse mit einheitlichem Lumen), c) *Rana temporaria* (stark gekammerte Epiphyse), d) *Bufo vulgaris* (typische Ausbildung), e) *Xenopus laevis*. Gezeichnet nach Mikroaufnahmen. Vergr. etwa 1 : 425, auf $\frac{2}{3}$, verkl.

Im Bereich des dorsalen Epiphysenbündels liegt das Ende der Stirnorganbahn und der Ursprung der Epiphysenbahn.

Auf Querschnitten durch die dorsale Epiphysenbahn finden sich markarme und markreiche Nervenfasern.

Die zu den kleinen in der ventralen Epiphysenwand nach kaudal ziehenden Nebenbündeln gehörenden Fasern steigen in den Epiphysensepten nach dorsal empor, um sich zum dorsalen Bündel zu gesellen. Die stärkeren ventralen Bündel finden wir in den zwei am weitesten kaudalwärts gelegenen Septen.

Im Tangentialschnitt durch die Epiphyse sieht man von der einen Seitenwand zur anderen verlaufende Neuriten, die das dorsale Bündel senkrecht oder schräg kreuzen und, da sie nicht in das dorsale Bündel einstrahlen, offenbar eine Verknüpfung von Zellen oder Zellgruppen in den lateralen Epiphysenkammern darstellen.

Artbedingte und individuelle Unterschiede in der Stärke des Epiphysenttractus illustriert Abb. 9.

Die Verhältnisse bei der adulten *R. temporaria* (Abb. 9 b u. c) unterscheiden sich dadurch von den bei *R. esculenta* geschilderten, daß hier im allgemeinen nicht die Stärke des Stirnorgantractus von *R. esculenta* erreicht wird. Die Aufzweigung des afferenten Stirnorgantractus in der Epiphyse ist wenig eindrucksvoll oder, bei stark rückgebildetem Stirnorgan, überhaupt nicht nachweisbar. Die Stärke des Epiphysentractus variiert bei den einzelnen

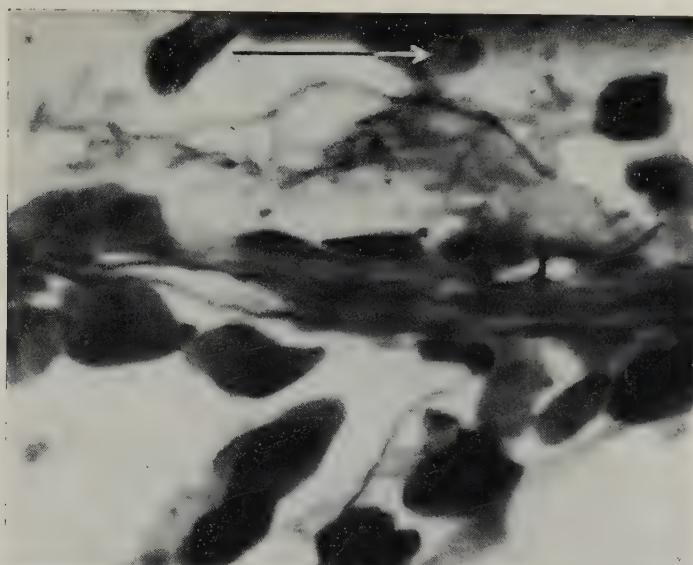


Abb. 10. In das dorsale Epiphysenbündel einstrahlende Epiphysenneriten. Der Pfeil gibt die rostro-kaudale Verlaufsrichtung des Bündels an. *Rana esculenta* Bodian. Vergr. etwa 1 : 850.

Individuen von *R. temporaria*. Sie ist nur verständlich in der Beziehung zur Gestalt und Differenzierung der Epiphyse.

Auch bei *Bufo vulgaris* variiert die Stärke des Epiphysentractus, erreicht aber nie die maximale bei *R. temporaria* mögliche Dicke (Abb. 9 d).

Bei *Xenopus laevis* konnte nur eine vollständige Sagittalserie versilbert werden. Es zeigte sich, daß ein sehr starker Stirnorgantractus, zuletzt am dorsalen Plexusrand gesichtet, nur 2—3 Neuriten in das distale Epiphysenende eintreten ließ. Eine Habenularverbindung konnte nicht nachgewiesen werden. Im Schaltstück konnte ein schwacher Epiphysentractus dargestellt und in

seinem weiteren Verlauf verfolgt werden (Abb. 11). Die Epiphyse von *Xenopus* ist aber nicht arm an Ganglienzellen. Es gibt in der Epiphysenwand eine größere Anzahl von versilberten Neuriten als das der Stärke des Epophysentractus (Abb. 9 e) entspräche. Auffallend ist das gehäufte Vorkommen von Ganglienzellen in der ventralen Wand und der Verlauf der dort zahlreicher vorkommenden Neuriten, die in Richtung auf die Commissura habenularis ziehen. Man darf vermuten, daß die Epiphyse eine Habenular- und eine Commissura caudalis-Verbindung besitzt. Es ist



Abb. 11. Epophysentractus bei *Xenopus laevis* (s. Abb. 9e). Bodian. Vergr. etwa 1:425.

möglich, daß der Epophysentractus bei *Xenopus* in einigen Fällen vollständig fehlen kann.

Rana esculenta, *Rana temporaria* und *Bufo vulgaris* haben keinen Habenulartractus.

Beziehungen der Epiphysengestalt zur Funktion, vergleichend betrachtet in Hinblick auf Feinstruktur und Nervenverbindungen

Bei den bisherigen vergleichenden Untersuchungen über die Epiphyse verschiedener Anurenarten sind die Unterschiede in der Wandkammerung nicht berücksichtigt und auf ihre Bedeutung geprüft worden. Die durch Septen entstehende Wandkammerung stellt für die Epiphyse eine bedeutende Oberflächenvergrößerung dar. Sie geht gewöhnlich mit einer Zunahme der Zellzahl einher.

Dadurch sind die Zellkerne in mehr Reihen übereinander geschichtet, als es in weniger gekammerten Epiphysen der Fall ist. Es ist sehr interessant, daß es in dieser Hinsicht artgebundene und bei einigen Arten auch stärkere individuelle Unterschiede gibt, die aus Abb. 12 a—e ersichtlich sind.

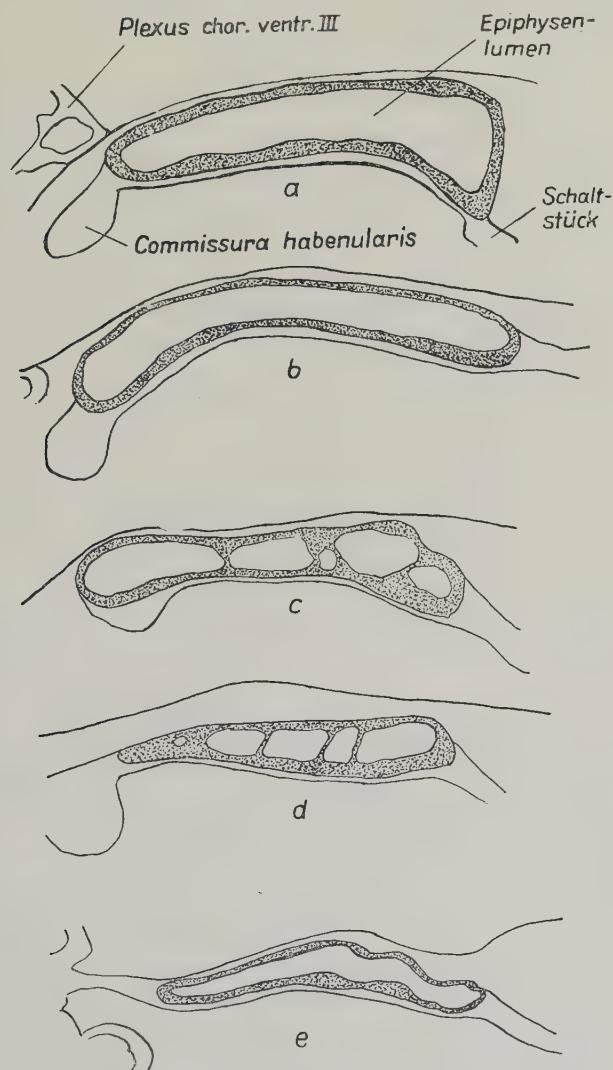


Abb. 12. Gleich weit von der Medianebene gelegte Paramedianschnitte durch die Epiphyse adulter Anuren. Der in der Medianebene liegende Epiphysentractus ist nicht mehr getroffen. a) *Rana esculenta*, b) *Rana temporaria* vom Esculenta-Typ, c) *Rana temporaria* vom Bufo-Typ, d) *Bufo vulgaris* e) *Xenopus laevis*. Gezeichnet nach Mikroaufnahmen. Vergr. etwa 1:140, auf $\frac{4}{5}$ verkl.

Rana esculenta hat eine große sackförmige, an der Peripherie in größere Kammern gegliederte Epiphysenlichtung vor. Noch weit von der Medianebene lateralwärts findet man im Sagittalschnitt eine nicht unterteilte Epiphysenlichtung (Abb. 12 a). Sinnes- und Ganglienzellen sind sehr zahlreich, der Epiphysentractus ist sehr stark. Die Epiphysenlichtung kommuniziert breit mit dem 3. Ventrikel.

Ein ganz anderes Bild bietet die Epiphysenlichtung bei *Bufo vulgaris* (Abb. 12 d). Sie ist bedeutend kleiner. Die Wandsepten rücken bis an die Medianebene heran, die Kammern sind klein und kommen in Vielzahl vor. Eine nicht unterteilte Epiphysenlichtung findet man nur in wenigen, durch die Medianebene und ihre unmittelbare Umgebung gelegten Schnitten. Zwischen Sinneszellen kommen sezernierende Ependymzellen vor. Die Zahl der Ganglienzellen ist nicht groß, der Epiphysentractus schwach. Die Mündungsstelle des Epiphysenlumens ist eingeengt.

Die Epiphysenlichtung von *Rana temporaria* zeigt bedeutende individuelle Unterschiede. Es gibt Tiere, die eine Epiphysenlichtung vom *Rana esculenta*-Typ haben (Abb. 12 b), und solche mit einer vom *Bufo*-Typ (Abb. 12 c). Es gibt außerdem Übergangsformen zwischen diesen beiden Typen mit beginnender Kammerung am distalen Epiphysenende. Die Epiphysenlichtung vom *Escolenta*-Typ hat den Bau eines Sinnesorgans mit zahlreichen, dicht gelagerten Sinnes- und Ganglienzellen. Ihre Lichtung kommuniziert breit mit der Lichtung des 3. Ventrikels. Gerade um die Mündungsöffnung herum gibt es eine besonders dichte Lage von Sinneszellen. Bei einer Epiphysenlichtung vom *Bufo*-Typ sind die Sinneszellen weniger zahlreich, lockerer angeordnet, das Mündungsgebiet der Lichtung gelegentlich sehr stark eingeengt. Sezernierende Pinealzellen sind beim *Bufo*-Typ nicht selten, genau wie umdifferenzierte, sekretorisch tätige, zwischen den Sinneszellen liegende Ependymzellen. Der Tractus der Epiphysen vom *Escolenta*-Typ ist stärker als derjenige vom *Bufo*-Typ (Abb. 9 b u. c).

Die Epiphysenlichtung von *Xenopus laevis* ist ein dünnwandiger, wenig gekammerter, enger Schlauch (Abb. 12 e). Sinneszellen sind zahlreich. In der ventralen Wand sind Ganglienzellen angehäuft. Die *Xenopus*-Epiphysenlichtung entspricht in ihrer Gestalt und ihren Verbindungen weder dem *Bufo*-, noch dem *Escolenta*-Typ. Sie hat eindeutig den Charakter eines Sinnesorgans. Die äußerst schwache

afferente Stirnorganbahn spricht dafür, daß die Epiphyse als Sinnesorgan ohne Steuerung durch das Stirnorgan tätig ist.

Von großer Bedeutung ist die Feststellung, daß ein sicherer Zusammenhang zwischen Größe und Differenzierung des Stirnorgans einerseits und der Gestalt und Differenzierung der Epiphyse andererseits besteht. Dem beim adulten *Bufo* stark zurückgebildeten Stirnorgan entspricht eine stark gekammerte, drüsenartige Epiphyse, dem als Sinnesorgan differenzierten Stirnorgan bei *Rana esculenta* — ein als Schlauch gebautes Sinnesorgan.

Diesen Zusammenhang können wir etwas weniger deutlich bei verschiedenen Individuen von *Rana temporaria* feststellen.

Kürzlich hat Trost (1953) an einem großen Material von verschiedenen Eidechsenarten festgestellt, daß bei Eidechsen, bei denen das Parietalauge rückgebildet ist oder fehlt, die Epiphyse starke Faltenbildung, Wandverdickung und Vermehrung der sezernierenden „apokrinen Sinneszellen“ aufweist (*Agama mikrolepis*, *Agama caucasica*, *Gecko*). Bei einem gut ausgebildeten Parietalauge kommt dagegen die primitive, glattwandige, schlauchförmige Epiphyse vor (*Agama ruderata*). Die drüsenartig veränderte Epiphyse soll hier besonders starke Nervenverbindungen besitzen. Das unterscheidet sich von den bei Anuren geschilderten Verhältnissen.

So geht aus den eigenen Befunden und aus den Befunden von Trost hervor, daß die Umdifferenzierung der Epiphyse von einem Sinnesorgan zu einem drüsigen Organ früher in der Chordatenreihe erfolgt, als das bisher bekannt war.

Beziehungen des Epiphysenttractus zum Subkommissuralorgan

Der Epiphysenttractus könnte sich folgendermaßen verhalten: 1. in einem Hirnkern endigen, 2. in einem Hirnkern umgeschaltet werden, 3. Endaufzweigungen in einer organartigen Differenzierung am Gehirn, wie z. B. Hypophyse, Subkommissuralorgan usw., haben.

Wir wissen bisher, daß der Epiphysenttractus dicht über dem ependymalen Subkommissuralorgan unter der Fasermasse der Commissura caudalis in rostro-caudaler Richtung verläuft und nach beiden Seiten in die Commissura caudalis einstrahlt. Über seine Endigung ist jedoch nichts bekannt.

Allein Dendy (1907) konnte bei dem Cyclostomen *Geotria australis* nachweisen, daß die Epiphysenfasern in das Subkom-

missuralorgan eindringen, und zwar auf zweierlei Weise: 1. direkt, 2. erst nachdem sie, von dorsal kommend, die Commissura caudalis durchsetzt haben. Bei einem anderen Cyclostomen *Petromyzon fluviatilis* konnte Tretjakoff (1915) keine Innervation dieser Art feststellen. Er fand nur eine eigenartige dichte Verflechtung der Ependymfortsätze des Subkommissuralorgans mit dem aus der Epiphyse kommenden Tractus.

Das Subkommissuralorgan ist eine am Dach des 3. Ventrikels liegende, besondere Differenzierung des Ependyms, die ein mit



Abb. 13. Feine vom Epiphysentractus abstammende Fasern in der basalen Sekretzone des Subkommissuralorgans. Das Sekret ist hier nicht gefärbt. Der dargestellte Abschnitt des Subkommissuralorgans liegt im Bereich seiner lateralen Begrenzung. Der Epiphysentractus liegt außerhalb der optischen Ebene. Seine dorsale Begrenzung bildet das dichte, an die Commissura caudalis sich anschließende Fasergeflecht. *Rana esculenta*. Bodian. Vergr. etwa 1:1000.

Gomoris Chromhämatoxylin färbbares Sekret bildet und sowohl in den Liquor als auch in die Gefäße abgibt.

Kürzlich konnten wir feine, von dem Epiphysentractus sich abzweigende Fasern in dem basalen, Sekret stapelnden Gebiet des Subkommissuralorgans nachweisen. Die meisten Fasern findet man im caudalen Bereich des Subkommissuralorgans, hauptsächlich in seinen lateralen Partien. Diese Fasern sind sehr fein (Abb. 13) und können sich gelegentlich zu einem feinen Geflecht vereinigen. Einige Fasern lassen sich bis in die Tiefe des Subkommissuralorgans verfolgen. Dadurch sind morphologische Zu-

sammenhänge zwischen Epiphyse und Subkommissuralorgan nachgewiesen.

Gegen die Annahme einer nervösen Verknüpfung könnte man einwenden, daß die Nervenfasern das Subkommissuralorgan einfach durchwandern, ohne etwas mit seiner Funktion zu tun zu haben. Dagegen spricht aber die Tatsache, daß die Tractusfasern spitzwinklig vom Bündel abstrahlen, und zwar derart, daß sie auf das Randgebiet des Subkommissuralorgans treffen. In Schnittserien sieht man außerdem, daß die Nervenfasern des Epiphysentractus beim Ausstrahlen ventralwärts in die Tiefe treten. Wenn sie aber in die Commissura caudalis einstrahlen würden, müßten sie sich nach dorsal wenden. Es ist aus den bisherigen Befunden nicht völlig ausgeschlossen, daß auch eine Anzahl Fasern doch in die Commissura caudalis ausstrahlen und dadurch nicht weiter zu verfolgen sind.

Die Verteilung der Nervenfasern im Subkommissuralorgan läßt sich am besten bei Arten mit einem starken Epiphysentractus verfolgen, wie das bei *Rana esculenta* der Fall ist. In das Subkommissuralorgan eindringende Epiphysenneuriten sind aber auch bei den anderen untersuchten Anuren mit schwachem Epiphysentractus nachweisbar.

Um den Epiphysentractus liegt ein Fasergeflecht, bestehend aus Ependymausläufern der Subkommissuralzellen und Fasern aus der Commissura caudalis. Es ist besonders dicht zwischen dem Tractus und der Commissura caudalis. Auf diesem Wege können offenbar auch vereinzelte Fasern aus der Commissura caudalis in das Subkommissuralorgan eindringen. Je stärker der Epiphysentractus, um so dichter ist das Geflecht. Es wird durchzogen von Ependymfortsätzen der Subkommissuralzellen, die nach dorsal streben und feine spezifisch färbbare Sekretkörnchen führen.

Bei starker basaler Stapelung des Subkommissuralsekrets kann der Epiphysentractus vom Sekret teilweise umflossen und eingemauert werden (Abb. 14). Auffallend ist der stark wellenförmige Verlauf des Epiphysentractus. Die Annahme liegt nahe, daß dadurch eine vergrößerte Kontaktfläche mit dem Subkommissuralorgan geschaffen wird.

Der Epiphysentractus selbst ist keine neurosekretorische Bahn, was wir an einem großen Material sichern konnten.

Zwischen dem Epiphysentractus und dem Subkommissuralorgan bestehen außerdem noch Beziehungen durch Vermittlung

von Zellen, die in der dorsalen kaudalen Epiphysenwand auftreten und den Epiphysentractus begleiten. Sie liegen zwischen seinen Fasern, sowie auch zwischen dem Tractus und dem Subkommissuralorgan. Zwei Zellarten lassen sich bei ihnen feststellen. Die eine hat einen großen runden, hellen Kern mit einem großen oder mehreren Nucleolen. Besonders gehäuft tritt diese Zellart dorsal vom Epiphysenschaltstück auf. Sie enthalten geringe Mengen feinkörniger Nissl-Substanz, sind also Ganglienzellen. Im Silberpräparat gelingt es nicht, ihre Ausläufer in

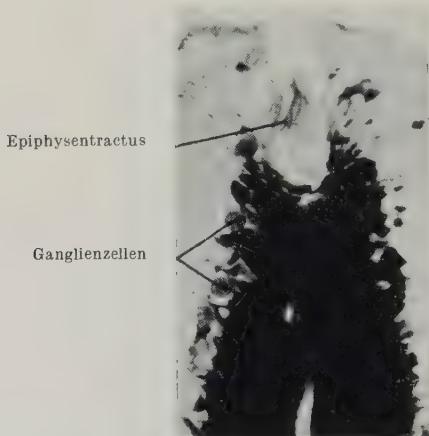


Abb. 14. Sekretreiches Subkommissuralorgan bei *Rana temporaria*. Der starke Epiphysentractus von Sekretmassen teilweise eingeschlossen. Chromhämatoxylin-Phloxin (Gomori). Vergr. etwa 1 : 400

Einzelheiten zu verfolgen. Nur gelegentlich sieht man zarte Fortsätze, die parallel zum Subkommissuralorgan verlaufen. Fasern des Epiphysentractus können an solchen Zellen endigen (Abb. 15). Es ist anzunehmen, daß in den beschriebenen Ganglienzellen die Umschaltung einer Reihe von Tractusfasern erfolgt. Daß diese Zellen dem Epiphysentractus zugeordnet sind, ist aus ihrer deutlichen zahlenmäßigen Zunahme bei starkem Epiphysentractus zu erschließen. Diese Ganglienzellen können von sekretüberladenen, sackartig geschwollenen Fortsätzen des Subkommissuralorgans so vollständig eingeschlossen werden, daß sie in einem Sekretsee zu liegen scheinen.

Die zweite Zellart besteht aus Gliazellen, deren Ausläufer wir mit Toluidinblau darstellen konnten. Sie verlaufen parallel zum Subkommissuralorgan und verbinden offenbar seine Zellen. Auf

der anderen Seite reichen sie an die Fasern des Epiphysentractus heran. Manche Gliazellen haben ein sternförmiges Aussehen. Sie können sich ähnlich mit dem elektiv färbbaren Sekret des Subkommissuralorgans beladen (Oksche, 1954), wie das Bargmann und Schiebler (1953) für Säugetiere (Hund und Katze) gezeigt haben, wobei auch die Ausläufer der Zellen durch kleine Sekretkörnchen deutlich markiert werden (Abb. 16).

Es war nun die Frage, ob der verschiedenen Stärke des Epiphysentractus bei den vier untersuchten Anurenarten Unter-



Abb. 15. Nervenfasern verlassen den Epiphysentractus. Eine Faser tritt an eine zwischen dem Tractus und dem Subkommissuralorgan liegende Ganglienzelle heran. *Rana esculenta*, Bodian Vergr. etwa 1:1700.

schiede in der Sekretionsart und in der Sekretmenge im Subkommissuralorgan entsprechen. *R. esculenta* hat ein aktives Subkommissuralorgan mit starker apikaler Stapelung. Das Subkommissuralorgan von *Rana temporaria* weist dagegen große Sekretmassen in seinem basalen Abschnitt auf. Das Subkommissuralorgan von *Bufo vulgaris* enthält apikal geringe Sekretmengen und zeigt niemals eine stärkere basale Stapelung. Bei *Xenopus laevis* ist die Anzahl der untersuchten Tiere noch zu gering, um alle individuellen und funktionell bedingten Unterschiede zu erkennen. In den bisher auf das Sekret hin untersuchten Serien

war die Menge des Sekrets noch geringer als bei *Bufo* und kam vorwiegend in den apikalen Zellabschnitten vor¹.

Deutung der Befunde

Die genaue Kenntnis der afferenten und der efferenten Nervenverbindungen der Epiphyse ist notwendig als Ausgangspunkt für eine Betrachtungsweise, die sich zur Aufgabe gesetzt hat, funktionelle Zusammenhänge am Zwischenhirndach zu erkennen und die Epiphyse als Glied in ein funktionelles System einzubauen. Die Möglichkeiten der sehr wichtigen Verknüpfung auf dem Gefäßwege sollen nicht im Rahmen dieser Arbeiten abgehandelt werden.

Unsere Befunde erlauben an einen funktionellen Zusammenhang zwischen Stirnorgan und Epiphyse und Epiphyse und Subkommissuralorgan zu denken. Die Epiphyse erhält afferente Nervenfasern vom Stirnorgan und entsendet selbst eine efferente Bahn zum Gebiet der Commissura caudalis, wo in Form enger Verflechtung mit den Ependymfortsätzen des Subkommissuralorgans, durch die Vermittlung von besonderen Ganglionzellen und durch das Eindringen feiner Fasern in das Subkommissuralorgan, das morphologische Substrat für gegenseitige Beziehungen gegeben scheint. In diesem wäre sowohl eine elektrische als auch eine chemische Erregungsübertragung auf das Subkommissuralorgan möglich und das Subkommissuralsekret könnte seinerseits in den noch nicht endigenden Nervenfasern den Erregungsablauf beeinflussen.

Wir halten das Stirnorgan bei adulten Vertretern der Arten *R. esculenta* und *Xenopus laevis* auf Grund seiner der Außenwelt zugewandten Lage, der Pigmentarmut in der es bedeckenden Haut und der nervösen Differenzierung für ein noch funktionierendes Sinnesorgan. Der adaequate Reiz dieses Sinnesorgans ist mit großer Wahrscheinlichkeit das Licht, wofür morphologische (Holmgren) und histochemische (Oksche, 1954) Übereinstimmung der Feinstruktur der Sinneszellen im Stirnorgan und in der Netzhaut des Auges spricht. Die Hautschicht, die das Stirnorgan von *R. esculenta* und *Xenopus laevis* von der Außen-

¹ Dank der Freundlichkeit von Herrn Professor Dr. J. W. Harms verfügen wir seit kurzem über ein größeres *Xenopus laevis*-Material. An diesem wird zur Zeit gearbeitet.

welt trennt, ist nicht dicker als die entsprechende Lage über den Parietalaugen von Eidechsen.

v. Haffner (1951) hat Degenerationszustände am Stirnorgan des adulten *Xenopus* in Form eines Parenchymchwundes oder einer fettigen Degeneration beschrieben und hält die Degeneration des Stirnorgans bei dieser Art für eine allgemeine Erscheinung. Sie soll nach der Metamorphose einsetzen. Echte Degeneration liegt unseres Erachtens nur bei Stirnorganen mit Parenchymchwund und bindegewebiger Durchwachsung vor. Sie ist nicht häufig. In den von uns untersuchten Serien war das Stirnorgan vom adulten *Xenopus* deutlich nervös differenziert. Das Vorkommen von fettähnlichen Substanzen im Stirnorgan kann nicht als Degeneration gedeutet werden. Bereits Vialli (1929) hat das Vorkommen von Lipoid in den Parietalorganen des Frosches beschrieben. Wir konnten kürzlich zeigen (Oksche, 1954), daß Lipoid sowohl im Stirnorgan als auch in der Epiphyse zusammen mit Eiweiß die spezifischen Feinstrukturen der Sinneszellen bildet und außerdem im Zusammenhang mit aktiven Eiweißbildungsvorgängen an den Pinealzellen steht. Dieses Lipoid läßt sich schon bei jungen Larven nachweisen, sobald sich die spezifischen Strukturen ausdifferenziert haben. In diesem Entwicklungsstadium kann von einer Rückbildung des Stirnorgans noch keine Rede sein.

Die mangelhafte nervöse Differenzierung und die große Variabilität des Stirnorgans bei *Rana temporaria* und *Bufo vulgaris* spricht dafür, daß es bei adulten Vertretern dieser Arten bedeutungslos geworden ist und als rudimentäres Organ, soweit Differenzierung überhaupt noch vorhanden, auf den adaequaten Reiz nur in Reminiszenz an die ehemalige Funktion anspricht.

Die Verschiedenheit in der Ausbildung des Stirnorgans bei adulten Vertretern der untersuchten drei einheimischen Anurenarten: *R. esculenta*, *R. temporaria* und *Bufo vulgaris* legt die Frage nahe, ob nicht die Rückbildung des Stirnorgans im Individualzyklus von *Rana temporaria* und *Bufo vulgaris* in irgendeiner Beziehung zur Lebensweise und gerade zu der durch die Metamorphose bedingten Milieuänderung steht. *R. esculenta* ist ein Wasserfrosch, *R. temporaria* und *Bufo vulgaris* sind dem Landleben weitgehend angepaßt, *Bufo vulgaris* dabei am meisten. Wir wissen aus eigenem umfangreichen Entwicklungsmaterial wie stark der Sinnescharakter des Stirnorgans bei einer jungen

Bufo-Larve ausgeprägt ist (Abb. 17 a u. b). Die Differenzierung als Sinnesorgan geht während der Metamorphose zurück, so daß zu diesem Zeitpunkt bereits ein Bautyp wie bei adulten Tieren entsteht (Abb. 17 c). Bei jungen *Bufo*-Larven ist das Sinnesorgan nur durch eine sehr dünne Hautschicht von der Außenwelt getrennt, die weitgehend pigmentfrei ist und als weißer Fleck erscheint (Abb. 18). Das Stirnorgan des dauernd wasserlebenden

Gomori-positives Sekret

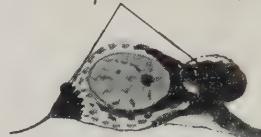


Abb. 16. Zwei dorsal vom Subkommissuralorgan liegende hypothalamische Gliazellen, die sich mit Subkommissuralsekret beladen haben. *Rana temporaria*. Chromhämatoxylin-Phloxin. Vergr. etwa 1:1700, auf $\frac{4}{5}$ verkl.

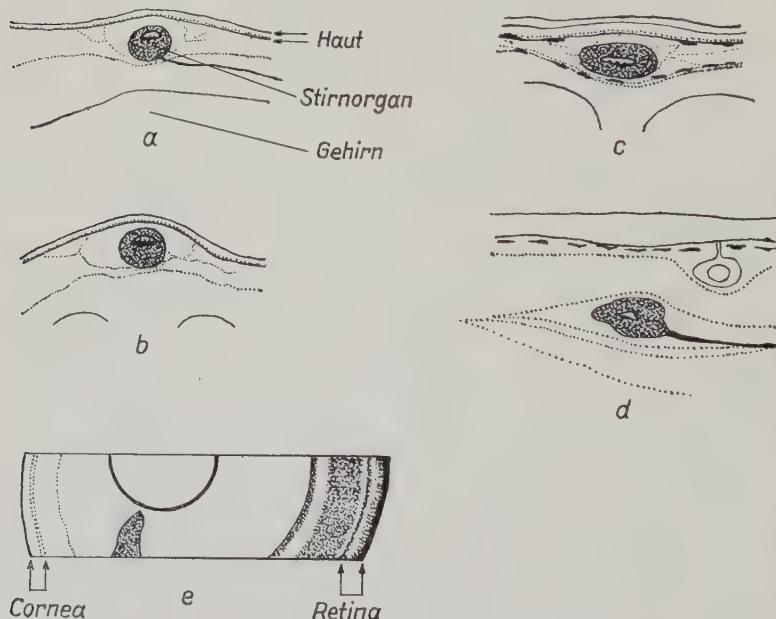


Abb. 17. *Bufo vulgaris*. a) Sagittalschnitt und b) Frontalschnitt durch das Stirnorgan einer Larve. Schnauze-Schwanz-Länge 20 mm. Beachte die Lichtung des Stirnorgans, in die Fortsätze der Sinneszellen hereinragen. e) Dieselbe Larve wie in Abb. b). Ein Ausschnitt aus dem Auge, gezeichnet in demselben Maßstab wie b). Vergleiche die Dicke der Cornea mit der Dicke der das Stirnorgan bedeckenden Haut und den Weg, den der Lichtstrahl nach seinem Eintritt bis zur Netzhaut und bis zu den Sinneszellen des Stirnorgans zurückzulegen hat. c) Frontalschnitt. Stirnorgan von *Bufo vulgaris*. Ende der Metamorphose. d) Stirnorgan eines adulten *Bufo vulgaris* im Sagittalschnitt. Vergr. etwa 1:140, auf $\frac{4}{5}$ verkl.

Xenopus laevis ist groß und gut differenziert, durch Haut nur minimal von der Außenwelt getrennt. Bei dem Landleben weitgehend angepaßten *Hyla arborea* liegt im adulten Zustand überhaupt kein Stirnorgan vor, während der Entwicklung ist aber ein differenziertes Stirnorgan nachweisbar (Winterhalter, 1931).

Diese Zusammenhänge erlauben uns daran zu denken, daß das Stirnorgan im Wasser durch das Licht unter noch nicht bekannten Bedingungen erregt wird. Es könnte hierbei eine be-

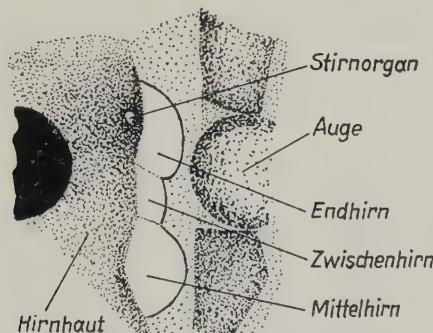


Abb. 18. Präparat einer *Bufo vulgaris*-Larve. Schnauze-Schwanz-Länge 23 mm. Die dünne Haut ist abpräpariert. Man blickt auf die stark pigmentierte Hirnhaut. Diese ist auf der rechten Seite abgetragen und gewährt einen Überblick über die Lage der einzelnen Hirnteile. Das Stirnorgan ragt wie ein Pilz durch eine Aussparung der Hirnhaut hindurch. Es scheint durch die pigmentarme Hautstelle, die ihm direkt anliegt, hindurch und verursacht den weißen Fleck in der Verbindungslinie der vorderen Augenränder. Vergr. 1:20. Auf $\frac{4}{5}$ verkl.

stimmte Komponente des weißen Mischlichtes eine Rolle spielen. Die Sehachse des Stirnorgans ist anders als die Sehachse der Lateralaugen gerichtet. Sie zeigt nach oben, nach der Wasseroberfläche. Vielleicht ist die Vermutung, daß das Stirnorgan auf polarisierte Lichtstrahlen anspricht, nicht so abwegig. Betrachtet man vergleichend andere Klassen, so muß man feststellen, daß die vollkommenste Ausbildung eines parietalen Lichtsinnesorgans bei den ausgesprochenen Landtieren, den Eidechsen, vorkommt. Ein Zusammenhang zwischen Wasserleben und Differenzierung des parietalen Lichtrezeptors scheint nur im Fall der Anuren gegeben zu sein. Auf polarisiertes Licht ansprechende Rezeptoren dienen bei Insekten der Orientierung. Solch ein Orientierungsorgan könnte bei den sich mit Vorliebe sonnenden Eidechsen durchaus Bedeutung haben. Die landlebenden adulten Anuren sind dagegen Schatten- oder Nachttiere.

Ein gut differenziertes Stirnorgan gehört zu einer als Sinnesorgan gebauten Epiphyse. Aus den morphologischen Befunden halten wir es für wahrscheinlich, daß die afferenten Nervenfasern des Stirnorgantractus die Erregungsleitung in den Nervenzellen der Epiphyse beeinflussen. Das Endigen dieser Fasern an Nervenzellen spricht gegen eine Anregung der sekretorischen Zellen. Die Sinneszellen der Epiphyse werden mit großer Wahrscheinlichkeit durch den Liquor erregt. Van de Kamer (1949) glaubt, daß sie auf Änderungen des Liquordruckes ansprechen. Es ist fraglich, ob sie durch die knöcherne Schädeldecke hindurch vom Licht erreicht werden.

Das Hereinragen der Sinneszellen in den Liquor und ihre besonders dichte Lagerung im Gebiet der Mündung des Epiphysenlumens in den 3. Ventrikel sprechen für die Auffassung van de Kamers. Trotzdem sind sie morphologisch (Holmgren) und histochemisch (Oksche, 1954) ähnlich gebaut wie die Sinneszellen des Stirnorgans. Das wundert nicht, weil die Epiphyse und das Stirnorgan gemeinsamen Mutterboden haben. Aus dem Ependym hervorgegangene Sinneszellen haben ganz allgemein den Charakter von Sinnesstiften. Auch wir haben, in Übereinstimmung mit anderen Autoren, bei der Betrachtung der Sinneszellen des Stirnorgans auf ihre Ähnlichkeit mit retinalen Sinneszellen hingewiesen. Es gibt aber keine bestimmte histologische Struktur, die für die sehr feine Sensibilität auf geringste Lichtreize verantwortlich gemacht werden könnte (Pütter, 1908). So muß auch nicht unbedingt das Vorliegen einer von retinalen Sinneszellen her bekannten Struktur in einem jeden Fall für eine lichtrezeptorische Funktion der Zelle sprechen. Ursprünglich wird auch die Epiphyse ein Lichtrezeptor gewesen sein. Im Verlauf einer für die Chordatenreihe charakteristischen Umwandlung hat sich die Funktion des Sinnesorgans geändert, die Feinstruktur der Rezeptoren ist dieselbe geblieben.

Die Neuriten der mit den Sinneszellen verbundenen Ganglienzenlen der Epiphyse vereinigen sich zu einer efferenten Bahn, die man auch dann vorfindet, wenn sich das Stirnorgan in Rückbildung befindet. In diesem Rückbildungsvorgang zeigt sich die enge funktionelle Koppelung des Stirnorgans mit der Epiphyse. Schwindet das Stirnorgan, so bekommt die Epiphyse ein gekammertes, drüsenartiges Aussehen und erfährt dazu einen Zuwachs

an sekretorischen Zellen. Auch die Epiphyse wird nicht mehr als Sinnesorgan benötigt. Aus dem Umbau erklärt sich auch die in solchen Fällen schwache efferente Nervenbahn.

Das Subkommissuralorgan ist bei den Anuren aktiver als bei anderen Chordaten. Ist diese Aktivität auf den nervösen Einfluß der Epiphyse zurückzuführen? Das Subkommissuralorgan sezerniert auch bei Chordaten, deren Epiphyse so stark drüsig umgewandelt ist, daß sie kaum Nervenzellen besitzt und damit auch keine Nervenbahn entsendet. So kann die nervöse Verknüpfung der Epiphyse mit dem Subkommissuralorgan nur eine seine Eigentätigkeit steuernde Bedeutung haben. Wir finden den typisch differenzierten Sinnesorganen, Stirnorgan und Epiphyse, bei *Rana esculenta* ein sekretorisch aktives Subkommissuralorgan zugeordnet. *Bufo vulgaris* hat einen sehr schwachen Epiphysentractus. Sein Subkommissuralorgan enthält geringe Mengen Sekret und erinnert damit, sowie auch durch die Sekretverteilung und -abgabe an die bei höheren Wirbeltieren vorliegenden Verhältnisse.

Die Vermutungen über das funktionelle Zusammenspiel der Organe des Zwischenhirndachs gehen im Augenblick nicht weit über den Rahmen von Arbeitshypothesen hinaus. Die in unseren Untersuchungen gewonnenen Erkenntnisse erlauben uns aber neue Unterlagen zu schaffen.

Gerade für die Planung und Durchführung von experimentellen Untersuchungen sind die neuen Befunde von Bedeutung, vor allem für die Wahl der Versuchstiere. Wir können aus unseren Ausführungen ableiten, daß *Rana temporaria* wegen der Uneinheitlichkeit in der Differenzierung des Stirnorgans und der Epiphyse, wobei einmal die Sinnes-, einmal die sekretorische Komponente dieser Organe überwiegt, sowohl für sinnesphysiologische Untersuchungen, als auch für den Nachweis der physiologischen Bedeutung der von sekretorischen Zellen gebildeten Stoffe mit Vorsicht zu verwenden ist.

Wir ziehen daraus den Schluß, daß die Lichtsinnesfunktion bei Entwicklungsstadien bis zur Metamorphose experimentell zu prüfen wäre und bei adulten Tieren bei Vertretern der Arten *Rana esculenta* und *Xenopus laevis*.

Eigene experimentelle Untersuchungen sind im Gange.

Zusammenfassung

Das bei allen Anuren in der Entwicklung bis zur Metamorphose vorhandene, in der Haut liegende, als Lichtsinnesorgan differenzierte Stirnorgan entsendet eine Nervenbahn, die afferente Fasern für das dem Liquor zugekehrte Sinnesorgan Epiphyse führt. Die Epiphyse selbst entsendet eine efferente Bahn, die im Bereich der Commissura caudalis morphologische Beziehungen spezifisch nervöser Art zum Subkommissuralorgan besitzt. Ein schwacher Epiphysentractus konnte auch für *Xenopus laevis* gesichert werden.

Im Zusammenhang mit der Entdifferenzierung und Rückbildung des Stirnorgans bei einigen landlebenden Anurenarten, erfährt die Epiphyse eine sowohl ihre Gestalt als auch das Zellbild betreffende drüsige Umwandlung (*Rana temporaria*, *Bufo vulgaris*). Diese Umwandlung, die sich nach der Metamorphose vollzieht, ist nicht zu beobachten bei den ausgeprägt wasserlebenden Anurenarten *Rana esculenta* und *Xenopus laevis*.

Das Stirnorgan und die Epiphyse der Anuren besitzen außer den bekannten und im Rahmen dieser Arbeit auf Grund von Spezialmethoden neu klassifizierten erregungsleitenden Ganglienzenellen, solche vom Typ vegetativer Elemente.

Die „Stützzellen“ sind aktive, aus Eiweiß bestehende Kernkappen und Kernkugeln bildende „Pinealzellen“.

Auf der Basis dieser Befunde wird die funktionelle Bedeutung dieser Organe diskutiert.

Kurze Zusammenfassung

Ein nervöser Zusammenhang zwischen Stirnorgan und Epiphyse sowie zwischen Epiphyse und Subkommissuralorgan wurde mit neurohistologischen Methoden nachgewiesen. Durch die Rückbildung des Stirnorgans bei einigen landlebenden Anurenarten erfährt die Epiphyse eine Umwandlung in ein drüsiges Organ, bleibt dagegen bei einigen wasserlebenden Arten mit persistierendem Stirnorgan zeitlebens ein Sinnesorgan.

Schrifttum

Bargmann, W.: Die Epiphysis cerebri. Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen VI/4, Springer, Berlin 1943. — Dendy, A.: On the Parietal Sense-organs and associated Structures in the New Zealand Lamprey (*Geotria australis*). Quart. J. Micr. Sc. 51 (1907) 1—29. — Goslar, H. G. und F. Tischendorf: Cytologische Untersuchungen an den „vegeta-

tiven Zellgruppen“, des Mes- und Rhombencephalon bei Teleostieren und Amphibien nebst Bemerkungen über Hypothalamus und Ependym. *Z. Anat. Entw.* **117** (1953) 259—294. — Greving, R.: Das Zentralnervensystem. *Handb. d. mikr. Anat. IV*, 998ff. Springer, Berlin 1928. — Ders.: Makroskopische Anatomie und Histologie des vegetativen Nervensystems. In: Bumke und Förster, *Handb. d. Neurologie*, Bd. I, S. 811 (1935). — Haffner, v. K.: Die Pinealblase (Stirnorgan, Parietalorgan) von *Xenopus laevis* Daud. und ihre Entwicklung, Verlagerung und Degeneration. *Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog.* **71** (1951) 375—412. — Ders.: Untersuchungen über die Entwicklung des Parietalorgans und des Parietalnerven von *Lacerta vivipara* und das Problem der Organe der Parietalregion. *Z. wiss. Zool.* **157** (1953) 1—34. — Holmgren, N.: Zum Bau der Epiphyse von *Squalus acanthias*. *Ark. Zool.* **11**, Nr. 23 (1918) 1—28. — Ders.: Zur Kenntnis der Parietalorgane von *Rana temporaria*. *Ark. Zool.* **11**, Nr. 24 (1918) 1—13. — Ders.: Über die Epiphysennerven von *Clupea sprattus* und *harengus*. *Ark. Zool.* **11**, Nr. 25 (1918) 1—5. — Ders.: Zur Innervation der Parietalorgane von *Petromyzon fluvialis*. *Zool. Anat.* **50** (1919) 91—100. — Hyden, H.: Chemische Komponenten der Nervenzelle und ihre Veränderungen im Alter und während der Funktion. In: *Die Chemie und der Stoffwechsel des Nervengewebes*. (3. Colloq. der Gesellsch. f. Physiol. Chemie 1952 in Mosbach). Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1952. — van de Kamer, J. C.: Over de ontwikkeling, de determinatie en de betekenis van de epiphyse en de paraphyse van de amphibien. Van der Wiel & Co., Arnhem 1949. — Kreht, H.: Die markhaltigen Fasersysteme im Gehirn der Anuren und Urodelen und ihre Myelogenie (II: Kleinhirn, Mittelhirn, Zwischenhirn, Endhirn). *Z. mikr. anat. Forsch.* **48** (1940) 191—286. — Lillie, R. D.: Histochemical Studies on the Retina. *Anat. Rec.* **112** (1952) 477—495. — Nowikoff, M.: Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und Bedeutung des Parietalauges bei Sauriern. *Z. wiss. Zool.* **96** (1910) 118—208. — Oksche, A.: Der Feinbau des Organon frontale bei *Rana temporaria* und seine funktionelle Bedeutung. *Morph. Jb.* **92** (1952) 123—167. — Ders.: Über die Art und Bedeutung sekretorischer Zelltätigkeit in der Zirbel und im Subkommissuralorgan. *Verh. d. Anat. Ges. Münster* (1954). — Pütter, A.: Organologie des Auges. In: Graefe-Saemisch, *Handb. d. gesamten Augenheilkunde*, Bd. 2, 1. Abt. (1908). — Tretjakoff, D.: Die Parietalorgane von *Petromyzon fluvialis*. *Z. wiss. Zool.* **11** (1915) 1—112. — Trost, E.: Die Histogenese und Histologie des Parietalauges von *Anguis fragilis* und *Chalcides ocellatus*. *Z. Zellforsch.* **38** (1953) 185—217. — Ders.: Die Entwicklung, Histogenese und Histologie der Epiphyse, Paraphyse, des Velum transversum, des Dorsalsackes und des subcommissuralen Organs bei *Anguis fragilis*, *Chalcides ocellatus* und *Natrix matrix*. *Acta Anat.* **18** (1953) 326—342. — Ders.: Zur Morphologie der Parietalorgane bei Eidechsen. *Verh. der Anat. Ges. Mainz* 1953 (1953) 326—342. — Vialli, M.: L'apparato epifisario degli Anfibi. *Arch. Zool. ital.* **13** (1929) 423—451. — Winterhalter, W. P.: Untersuchungen über das Stirnorgan der Anuren. *Acta Zool.* **12** (1931) 1—67.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Münster
Direktor: Prof. Dr. Dr. H. Becher*

Pathologische Veränderungen im Ganglion Gasseri des Menschen

Von

H. Knoche

Mit 9 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 3. September 1954)

Die pathologische Histologie der vegetativen Ganglien ist von Stöhr und seinen Schülern (1928—1952) in zahlreichen Arbeiten unter Anwendung moderner Imprägnationsmethoden eröffnet und gefördert worden. Durch diese und weitere Untersuchungen anderer Autoren [Feyrer (1935, 1951), Jabonero und Bordallo (1948), Rieder (1935), Rössle (1930) u. a.] liegen bereits weitgehende Kenntnisse über pathologische Veränderungen der Nervenzellen und Fasern in vegetativen Nervenknoten bei verschiedenen Erkrankungen vor. Dagegen wurden die Spinalganglien, zu denen wir auch das Ggl. Gasseri zu zählen haben, nur selten unter Zuhilfenahme neuer Imprägnationsmethoden histopathologisch bearbeitet. Aus diesem Grunde erachte ich die folgenden Befunde einer Mitteilung wert, die sich auf morphologisch faßbare Abweichungen vom normalen Nervenzellbild im Ganglion Gasseri eines 48jährigen Patienten beziehen.

Der Patient war durch einen im Bereich der Aufteilung der Art. carot. int., in den oralen Stammganglien lokalisierten Tumor ad exitum gekommen. Die Fixierung der Ganglien erfolgte in 10%igem, später in 20%igem Formalin. Zur Sichtbarmachung der nervösen Zell- und Faserelemente benutzte ich die Silbermethode nach Bielschowsky-Gros sowie Hämatoxylin-Eosin und Nissl-Färbungen.

Im gewöhnlichen Hämatoxylin-Eosin-Präparat eines sensiblen Ganglions bekommt man zwei Zelltypen zu Gesicht: Nervenzellen von großer Gestalt mit sehr fein granulierten, hell tingierbaren

Plasma und kleine, dunkel gefärbte Ganglienzellen, die beide in einem kernhaltigen Hüllplasmodium eingebettet liegen. Beide Zellarten enthalten stellenweise in ihrem Plasma feine und grobe, gelbe bis braune Pigmentkörnchen. Eine Verdichtung der feinsten Granula an der Zellperipherie deutet im Nisslpräparat auf die Anwesenheit von Nisslsubstanz hin, die manchmal auch grob-

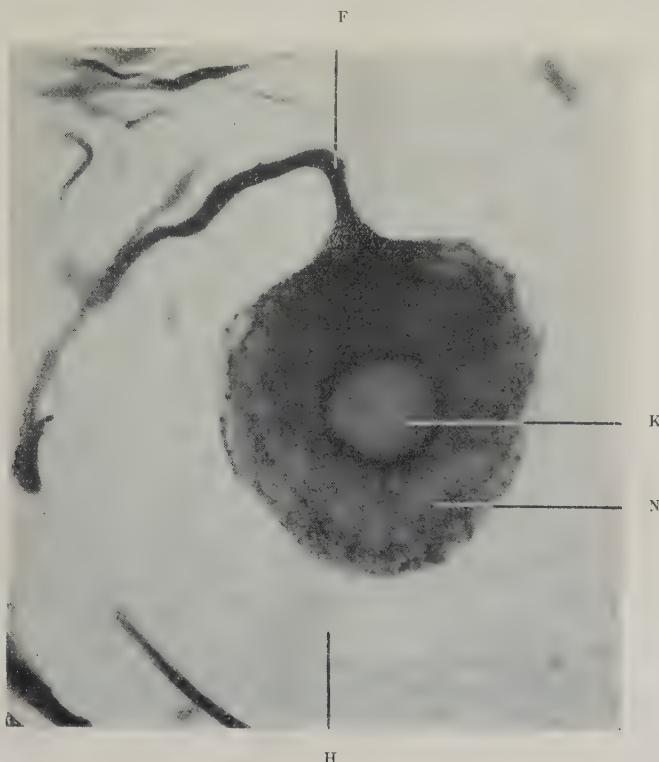


Abb. 1. Normale pseudounipolare Nervenzelle aus dem Ggl. Gasseri. Mensch. Hirntumor. Bielschowsky-Methode. 980mal vergrößert. K Kern der Ganglienzelle; N Neurofibrillen; F Fortsatz; H Kern des Hüllplasmodiums

körniger beschaffen sein kann und zugleich am Zellrand sowie in der Nähe des Kernes zu beobachten ist. Ein großer blasiger, runder Kern mit einem deutlichen Nucleolus und einer oft gut abgrenzbaren Membran kann in der Mitte oder in der Peripherie der Nervenzelle gelagert sein.

Bei Anwendung einer Silbermethode tritt in den pseudounipolaren Ganglienzellen ein feines Neurofibrillengerüst hervor, das sich an der Ursprungsstelle des Fortsatzes verdichtet (Abb. 1). Die

Neurofibrillen des rundlichen bis birnförmigen Nervenzelleibes begeben sich kontinuierlich in den einen Fortsatz der Zelle, der sich gewöhnlich T-förmig in einen dünneren und einen dicken Ast aufteilt. Der Hauptfortsatz der großen Nervenzellen kann sich vor seiner Aufteilung mehrmals um den Zellkörper herumwinden oder an einer Seite ein mehr oder weniger dichtes Knäuel entstehen lassen. In diesem Zusammenhang sei auf die Abbildungen von Spinalganglienzellen in Stöhrs Beitrag im Hdb. der mikr. Anatomie 1928 verwiesen. Auch die teils runden, teils rundlich-ovalen Kerne des Hüllplasmodiums kommen auf der Abb. 1 zu Gesicht.

Neben den beiden genannten Zellarten lässt sich über die Bedeutung einzelner von Disse (1893), Spirals (1896), Kölliker (1896), Huber (1896), Lenhossék (1897), Retzius (1900), Levi (1906), Thomas (1906), Cajal (1906), Dogiel (1908) und Takeda (1924) im Spinalganglion Ggl. nodosum und Ggl. Gasseri von Tier und Mensch beobachteten, multipolaren, mit höchstens 8–10 Fortsätzen versehenen Zellen nicht viel aussagen. Sehr wahrscheinlich handelt es sich bei diesen Nervenzellen, deren kurze Fortsätze meist noch innerhalb des Hüllplasmodiums ihr Ende finden, um junge, im Wachstum begriffene Zellen, die als Ersatz für absterbende Nervenzellen dienen. Dogiel hat bereits 1908 eine solche Meinung geäußert. Von Lenhossék und Stöhr halten die sog. multipolaren Zellen im ausgewachsenen Spinalganglion für bedeutungslos und nicht zum Typus der Spinalganglienzelle gehörend. In neuerer Zeit hat Burkhardt (1953) an Schnittserien von Spinalganglien des Kindes, des Hundes und der Kuh keine multipolaren Zellen feststellen können.

Die in der Abb. 1 wiedergegebene Nervenzelle kann als eine normale, keine morphologisch faßbaren Veränderungen aufweisende pseudounipolare Ganglienzelle aus dem Ggl. Gasseri angesehen werden. Vergleicht man die Nervenzelle der Abb. 1 mit einer anderen aus dem Ggl. Gasseri des erwähnten Materials stammende sensible Ganglienzelle (Abb. 2), so fallen hier erhebliche morphologische Abweichungen von einer als normal geltenden pseudounipolaren Nervenzelle auf. Schon im Größenverhältnis der beiden bei gleicher Vergrößerung photographisch festgehaltenen Ganglienzellen ergeben sich Unterschiede. Der Kern der veränderten Nervenzelle erweist sich verkleinert, sein Chromatingerüst verdichtet und die Kernoberfläche trägt zackige Konturen, ein Zustand, den wir als Kernpyknose bezeichnen. Feine und grobe

Granula, die im Präparat hellgelb aufleuchten, haben den Platz um den Zellkern eingenommen und das Neurofibrillengerüst an den Zellrand gedrängt. Teilweise durchsetzen noch feine Fibrillen die granuläre Anhäufung, und man erhält so den Eindruck, als ob die Fibrillen an dieser Stelle nicht nur verdrängt, sondern zugrunde gegangen sind. Während Stöhr das in den vegetativen Ganglienzellen vorhandene Pigment für den Zellstoffwechsel als



Abb. 2. Erkrankte Nervenzelle aus dem Ggl. Gasseri. Mensch. Hirntumor. Bielschowsky-Methode. 980mal vergrößert. Pk Pyknotischer Kern der Ganglienzelle; G feine und grobe Granula; N Neurofibrillen

bedeutsam hält, glauben andere Autoren im gehäuften Auftreten der Pigmentkörnchen eine Alterserscheinung erblicken zu können. Hagen (1949) faßt bei ihren Beobachtungen am Ggl. solare die groben Granula im Zusammenhang mit anderen degenerativen Veränderungen als Zerfallserscheinung des Fibrillengerüstes auf. Filatowa und Lawrence haben im Ggl. nodosum bei Kehlkopf- und Lungentuberkulose eine Überladung der Nervenzellen mit Pigmentkörnchen bemerkt. Hermann (1952) deutet

das gesteigerte Auftreten mit Pigment angefüllter Ganglienzellen im Ggl. nodosum des Menschen als Erscheinung pathologischer Vorgänge im Nervensystem.

Im Ggl. Gasseri waren zahlreiche Nervenzellen mit gelben Granula angefüllt, die oft den ganzen Körper einer Nervenzelle einnahmen. An solchen vollkommen pigmentierten Ganglienzellen ließen sich weder Fibrillen noch Fortsätze zur Darstellung bringen; stets war der Zellkern pyknotischen Veränderungen anheimgefallen. Vielleicht wird man der Bedeutung der in großen Mengen in den sensiblen Nervenzellen vorhandenen Granula sehr nahe kommen, wenn wir die Meinung Stöhrs erweitern und im vermehrten Pigmentgehalt den Ausdruck eines erhöhten Stoffwechsels der Nervenzellen erblicken. Andererseits mag ein Zerfall der Neurofibrillen in grobe und feine Granula durchaus denkbar sein, da zudem die Kerne der betreffenden Nervenzellen degenerative Veränderungen zeigten. Demnach dürfte das erhöhte Vorkommen von unterschiedlich großen Granula in den sensiblen Ganglienzellen des Ggl. Gasseri in Verein mit anderen degenerativen Merkmalen als pathologisches Kennzeichen zu bewerten sein.

In den Ganglia nodosa von genuinen Epileptikern fand Hermann neben wenigen normalen Nervenzellen nur im hohen Grad pigmentierte Nervenzellen. Nach den Angaben des Autors steigt der Gehalt an pigmentierten Ganglienzellen im Ggl. nodosum bei gesunden Menschen von der Geburt an bis zum fünften Jahrzehnt auf 30—40% an und bleibt auf dieser Stufe bis zum Tode stehen. Bei 20—35jährigen Patienten mit genuiner Epilepsie betrug die Zahl der pigmenthaltigen Nervenzellen 80—90%. Es lässt sich schwer entscheiden, ob ein Mensch bis zu seinem 50. Lebensjahr wirklich keine Krankheit durchgemacht hat, wie der Autor angibt. Auch wissen wir nicht, ob nicht doch ein Ersatz zugrunde gegangener Ganglienzellen im peripheren Nervensystem stattfindet und die ursprünglich im Ganglion durch eine Krankheit vorübergehend manifestierten pathologischen Erscheinungen nach gewisser Zeit wieder verschwinden.

Das Hüllplasmodium der pathologisch pigmentierten Nervenzellen scheint in nicht so hohem Maße wie die Ganglienzellen selbst betroffen zu sein, wenn man von einer geringen Reduzierung der Hüllzellen absieht. Die mit Pigmentgranula angefüllten Nervenzellen machen im großen Ganzen den Eindruck von nicht mehr voll leistungsfähigen Ganglienzellen, indem sie einem atrophischen Prozeß unterliegen.

Ein anderes Degenerationsmerkmal der pseudounipolaren Ganglienzellen kann in einer starken Vakuolisierung des Neuroplasmas

erblickt werden (Abb. 3). Am Rande der Zelle lassen sich tiefe, vakuoläre Einschnitte im Neuroplasma erkennen, die stellenweise mit fädigen Ausläufern mit dem Hüllplasmodium verbunden erscheinen. Das Neurofibrillengerüst zeigt sich in Kernnähe gut erhalten, manchmal aber etwas verwaschen. Der Kern hat wie die ganze Zelle an Größe verloren, sein Chromatingerüst erweist sich stark verdichtet. Teilweise gelangen die Vakuolen in dichter An-



Abb. 3. Erkrankte Nervenzelle aus dem Ggl. Gasseri. Mensch. Hirntumor. Bielschowsky-Methode 980mal vergrößert. Pk Pyknotischer Kern; V Vakuolen; H Kerne des Hüllplasmodiums

ordnung vors Auge und geben den Nervenzellen ein den sogenannten „gefensterten“ Nervenzellen“ ähnliches Aussehen. Oft erstrecken sich die Vakuolen fast über den ganzen Zellkörper, so daß der pyknotische Kern nur noch in einem auf ein Minimum reduziertem Fibrillengerüst gelagert ist. Die Vakuolen sind verschiedenartig gestaltet, von unterschiedlicher Größe und können oftmals zusammenfließen. Offenbar kommt es zuerst am Rande des Zelleibes zu einer Zerstörung des Fibrillenwerkes, auf die das angrenzende Hüllplasmodium sicher nicht ohne Beteiligung bleibt.

Gelegentlich findet sich in den Vakuolen eine homogene, hellrosa gefärbte Masse, die vielleicht das Produkt einer Plasmaverflüssigung darstellt. Die Anzahl der in den untersuchten Ganglien gefundenen, vakuolisierten Nervenzellen ist außerordentlich groß und erreicht die der granulierten Zellelemente. Es kann sich hier nicht um eine durch die Formalinfixierung bedingte Veränderung des Neuroplasmas handeln, da zugleich in derselben Flüssigkeit andere Ganglien fixiert wurden, an deren Zellen man jedoch keine



Abb. 4 Erkrankte Nervenzelle aus dem Ggl. Gasseri. Mensch. Hirntumor. Bielschowsky-Methode 980 mal vergrößert. V Vakuolen; H Kern des Hüllplasmoids

Vakuolisierung feststellen konnte. Die Pigmentierung und Vakuolisierung der Nervenzellen gehen stets mit Veränderungen des Zellkernes einher. Es läßt sich einstweilen nicht entscheiden, ob es zunächst zu einer Veränderung im Neuroplasma kommt oder umgekehrt die gestaltliche Umwandlungen des Zellkernes einen degenerativen Prozeß im Plasma bewirken. Nach den Untersuchungen von Stöhr an vegetativen Ganglien können Degenerationen am Plasma der Nervenzellen und in ihrer unmittelbaren Umgebung ohne Mitbeteiligung des Zellkernes auftreten.

Die Vakuolen befinden sich nicht nur am Rande der Ganglienzellen, sondern sind in vielen Fällen über die gesamte Oberfläche einer Nervenzelle verteilt. Eine solche Ganglienzelle sieht ganz durchlöchert aus und besitzt nur noch selten einen Zellkern (Abb. 4). Die Kerne des Hüllplasmodiums lagern sich hierbei dem

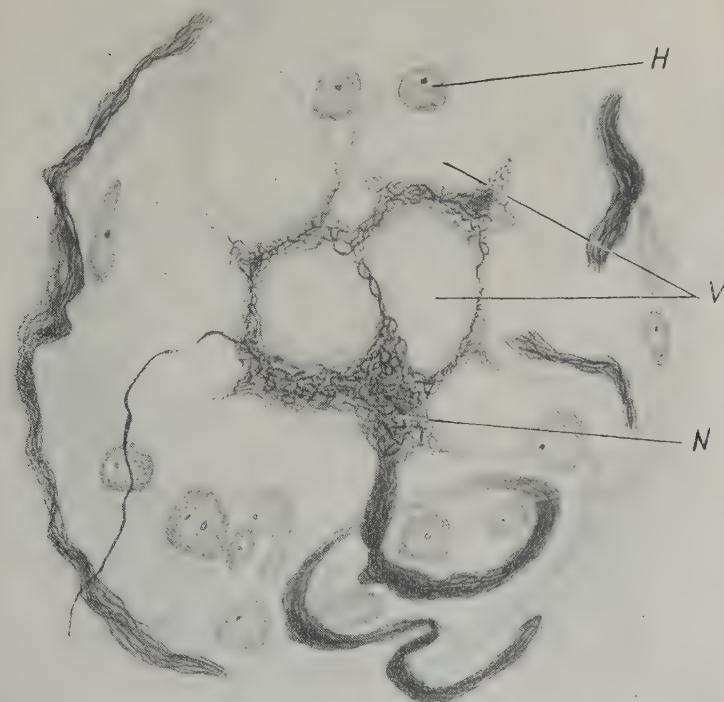


Abb. 5. Erkrankte Nervenzelle aus dem Ggl. Gasseri. Mensch. Hirntumor. Bielschowsky-Methode. 1500mal vergrößert, auf $\frac{8}{10}$ verkleinert. V Vakuolen; N Neurofibrillen; H Kern des Hüllplasmodiums

Zellkörper besonders dicht an. Man wird kaum annehmen können, daß eine völlig von Vakuolen durchsetzte Ganglienzelle noch zu einer normalen nervösen Leistung fähig ist. Es muß sich bei der Vakuolisierung der Nervenzellen um einen Prozeß handeln, der zum Untergang der Zelle führt, da sich oft nur verschieden große Reste von Ganglienzellen in den untersuchten Ganglien auffinden ließen. Die Abb. 5 gibt uns die übriggebliebenen plasmatischen Be-

standteile einer degenerierten pseudounipolaren Nervenzelle aus dem Ggl. Gasseri wieder. Von der gesamten Nervenzelle läßt sich gerade noch ein geringes, sehr grobes Neurofibrillengerüst erkennen. An der Anordnung der in der Mitte und am Rand der Zelle befindlichen Vakuolen und an der Ausbreitung des Hüllgewebes vermag man die ursprüngliche Größe der Ganglienzelle auszumachen. Im stark reduzierten Fibrillenwerk sind kleine oder große Granula vorhanden, die möglicherweise ein Zerfallsprodukt der Neurofibrillen darstellen. Hin und wieder wird man an einer vakuolisierten Nervenzelle noch einen Hauptfortsatz gewahr, der offenbar dem Degenerationsvorgang gegenüber am meisten resistent bleiben kann. In den Vakuolen vermeint man gelegentlich einen feinen Plasmashleier festzustellen, der mit dem Hüllplasmodium zusammenhängt. Auch hier sind nur noch wenige Kerne des Hüllgewebes vorhanden. Eine Ganglienzelle, von der nur noch ein Viertel ihrer Gesamtgröße vorhanden, deren Neurofibrillengerüst durch große Vakuolen auseinandergefallen ist und die außerdem ihren Kern verloren hat, wird zusammen mit ihrem Hüllplasmodium dem Untergang geweiht und nicht wieder zu einer regenerativen Arbeit befähigt sein. Ob aber eine erkrankte, mit morphologisch faßbaren degenerativen Veränderungen behaftete Nervenzelle zur Aussendung abnormer Impulse oder zu einer krankhaften nervösen Leistung imstande ist, bleibt eine im Bereich des Möglichen liegende Frage. Danach müßte es zu Störungen an den sensiblen Endigungen des N. Trigeminus oder im Verlauf der afferenten Leitungsbahnen kommen.

Neben den bisher geschilderten pathologischen Kennzeichen an den sensiblen Nervenzellen ließen sich noch andere krankhafte Merkmale feststellen, die als Homogenisierung des Neuroplasmas, in einer Fensterung der Ganglienzellen und in einer abnormalen Knäuelbildung des Hauptfortsatzes ihren Ausdruck finden. Die Nervenfasern innerhalb des Ganglion Gasseri zeigten vielfach eine flächenhafte, bandartige Verbreiterung und blasige Aufreibungen. Diese Veränderungen treten jedoch gegenüber den vorher beschriebenen pathologischen Zellbildern an Häufigkeit in den Hintergrund.

Außer den Erscheinungen eines Unterganges neuroplasmatischer Bestandteile und ganzer Ganglienzellen beherbergen die beiden Trigeminusganglien in großer Anzahl Nervenzellen, an denen es zu einer Neubildung nervösen Gewebes gekommen ist. Kann ein-

mal die Nervenzelle selbst ihre neurofibrillären Anteile zu einem enormen Wachstum veranlassen, vermag andererseits das Hüllplasmadium eine große Fasermasse um den Körper einer Ganglienzelle zu entwickeln. Beide Arten einer Neubildung nervösen Plasmas halten mit den Degenerationserscheinungen anderer Nervenzellen das Gleichgewicht. Offenbar haben wir in den Neubildungsprozessen des Nervengewebes einen vorübergehenden Ausgleich und Ersatz für das zugrundegegangene Nervenmaterial zu erblicken. Es wird sich hierbei keineswegs um ein vollwertiges Regenerationsgewebe handeln, das noch eine normale nervöse Arbeit ausführen kann. Vielmehr müssen wir die jetzt zu schildernde Nervenmasse als eine im Wachstum über ihr Ziel hinausgeschossene, in einem von der Norm abweichenden Reizzustand befindliche Neubildung betrachten.

Auf der Abb. 6 ist eine sensible Nervenzelle mit einem sehr dichten Faserkorb wiedergegeben. An der Oberfläche der Ganglienzelle befinden sich kurze spitze oder breite Vorstülpungen des granulierten Plasma, ein Zellkern ist offenbar nicht mehr vorhanden. Am Hüllplasmodium lassen sich deutlich zwei abgrenzbare Zonen unterscheiden: eine innere, in der Nähe des Nervenzelleibes gelegene dünne plamatische, aufgehellt Region, deren äußere Abschnitte dunkler und dichter gefügt zutage treten. Diese innere Zone besitzt vorwiegend außerordentlich große, blasige Kerne, die sich der Ganglienzelle teilweise dicht anschmiegen. Die Kerne des zentralen Hüllgewebes erreichen eine erhebliche Größe, so daß man sie bei oberflächlicher Betrachtung mit dem Kern einer Ganglienzelle verwechselt kann. Im Gegensatz zum zentralen, homogen aussehenden Hüllgewebe breitet sich am peripheren Rande ein aufgelockertes, stellenweise von Vakuolen durchsetztes Plasmodium aus, das kleinere Kerne von rundlich-ovaler oder länglicher Gestalt beherbergt und als äußere Zone zu bezeichnen ist. Die Kerne der peripheren Hüllzone erscheinen vermehrt, die des zentralen Plasmodiums abnorm vergrößert. Normalerweise befinden sich in der unmittelbaren Umgebung einer pseudounipolaren Ganglienzelle nur Kerne von der Größe derjenigen des äußeren Hüllplasmas. Demnach können wir das innere Hüllgewebe mit seinen großblasigen Kernen als ein neugebildetes Gewebe ansehen, auf dessen Entstehung die Ganglienzelle und die äußere Zone des Hüllplasmodiums einen entscheidenden Einfluß haben werden. Im äußeren Hüllplasmodium verlaufen sehr feine Nervenfasern, die

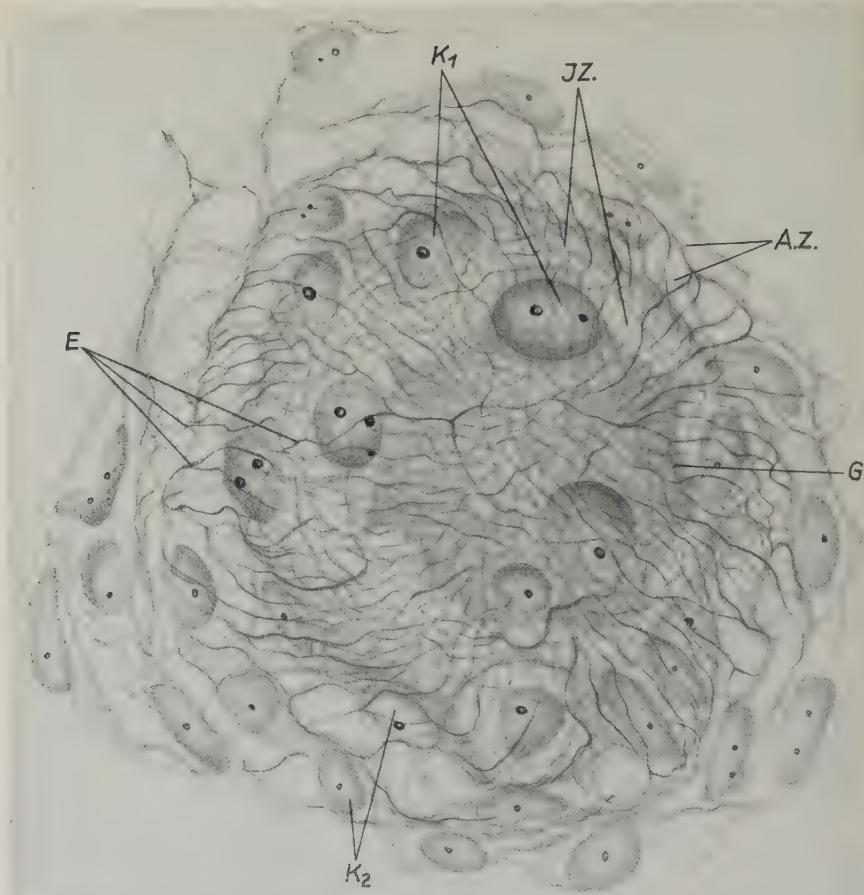


Abb. 6. Erkrankte Nervenzelle mit hyperplastischem Faserkorb aus dem Ggl. Gasseri. Mensch. Hirntumor. Bielschowsky-Methode. 2300mal vergrößert, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert. G Ganglienzelle; I.Z. inneres Hüllplasmodium; A.Z. äußeres Hüllplasmodium; K₁ große Kerne des zentralen Hüllplasmoids; K₂ kleine Kerne des peripheren Hüllplasmoids; E Elemente des Faserkorbes

oft die Feinheit von Neurofibrillen erreichen und gelegentlich netzartig miteinander verbunden sind. Von hier aus und aus dem Bereich der inneren Zone entwickelt sich eine dichte Masse zarter und grobkalibriger Nervenelemente, die sich manchmal verzweigen, untereinander anastomosieren und den Körper der Ganglienzelle korbartig umhüllen. Da bei einer gewissen Einstellung im Mikroskop zwischen der Ganglienzelle und den Elementen des hyperplastischen Faserkorbes keine Niveauunterschiede festzustellen sind, müssen manche Fasern der Nervenzelle dicht

aufliegen. Ein Eindringen von Fasern in den Zelleib ließ sich einstweilen nicht feststellen.

Über die Entwicklung der nervösen Faserelemente eines Faserkorbes kann vorläufig nichts Bestimmtes ausgesagt werden. Weder die Ganglienzelle für sich noch das Hüllplasmodium allein vermögen jeweils einen Faserkorb zu entfalten. Da an den gefundenen Nervenzellen mit Faserkörben niemals ein Fortsatz zu beobachten war und die Ganglienzellen selbst nur selten fibrillär differenziert auftraten, wird eine maßgebliche Beteiligung einer pseudo-unipolaren Ganglienzelle für die Entstehung eines Faserkorbes kaum in Betracht kommen. Weiter ließ sich ein Zusammenhang des Fasermantels mit den Fortsätzen anderer Ganglienzellen nicht beobachten. So muß in erster Linie das Hüllplasmodium der eigenen Ganglienzelle für die Bildung der Faserkörbe verantwortlich gemacht werden. Vielleicht haben aber die Elemente des Faserkorbes in einem früheren Stadium ihren Ursprung aus der Ganglienzelle oder ihrem Fortsatz genommen. Möglicherweise unterliegt die Ganglienzelle mit ihrem Neuriten nach Bildung eines Fasermantels einer Degeneration. Andererseits ist die Fähigkeit des Hüllplasmoids, neurofibrilläre Strukturen hervorzubringen, nicht von der Hand zu weisen. Nach ihrer Lagerung, Nachbarschaft und ihrem morphologischen Verhalten dürfen die Elemente eines Faserkorbes als Nervenfasern betrachtet werden. Jedenfalls müssen derartige Wucherungen des Hüllgewebes mit hyperplastischen Faserkörben als Ausdruck eines pathologischen Geschehens gelten, da sie in Vergleichspräparaten niemals und an den Nervenzellen der Ganglia nodosa gesunder Menschen nach Hermann nur sehr selten auftreten. Die im Ggl. Gasseri beobachteten Faserkörbe weisen eine beträchtliche Ähnlichkeit mit denjenigen von Stöhr in den vegetativen Ganglien beschriebenen und ebenfalls als pathologische Erscheinungsformen gedeuteten Hüllkörpern auf. Mit Sicherheit kann im gehäuften Auftreten solcher aus feinsten Nervenelementen zusammengesetzter Faserkörbe das Bild eines besonderen, nicht mehr zur Norm zählenden Reizzustandes des Nervengewebes gesehen werden. Die Meinungen Cajals und Dogiels, welche die Faserkörbe als afferente Endapparate betrachten, können kaum noch eine Geltung beanspruchen. So mögen auch die von Dolgo-Saburoff an den Vaguszellen der Katze und von Buccianti an manchen Ganglienzellen des Ggl. Gasseri vom Elefanten geschilderten Faserkörbe nicht die Endigungsweise präganglionärer

Nervenfasern verkörpern, sondern das morphologische Resultat eines anormalen Funktionszustandes darstellen. Nach den Erfahrungen von Wein dürften die experimentell an den Ganglienzellen der Spinalganglien erzeugten nervösen Faserkörbe in die Gruppe der pathologischen Veränderungen des Nervengewebes einzugliedern sein. Bei der Feinheit der Fasern an der Grenze lichtmikroskopischer Größenordnung bleibt eine letzte Entscheidungssicherheit problematisch.

Ist es in dem auf der Abb. 6 abgebildeten Befund zu einer enormen Oberflächenvergrößerung und zum Wachstum des nervösen Fasermaterials ohne starke Mitbeteiligung der Ganglienzelle gekommen, so scheint in dem auf der Abb. 7 wiedergegebenen Befund nur die neurofibrilläre Masse der Nervenzellen einer Vermehrung zu unterliegen. Die rundlich-ovalen Kerne der Ganglienzellen scheinen vollkommen intakt zu sein; ebenfalls tritt ein Nucleolus, wie wir es in normalen Ganglienzellen gewohnt sind, deutlich hervor. Ein äußerst feines Neurofibrillengerüst füllt die Ganglienzelle ganz aus und schiebt sich in die zahlreichen Fortsätze vor, die nach weiterem Verlauf eine fibrilläre Verbreiterung erfahren und oft anastomosieren. Die Neurofibrillen entsprechen in Zartheit, Verteilung, Dichte und Verlaufsrichtung durchaus denjenigen einer normalen Nervenzelle. Die dünnen Fortsätze finden meist innerhalb des Hüllplasmoids, teilweise mit lappenartigen Bildungen ihr Ende. Nur einzelne größere, starke Fortsätze überschreiten die Grenze des Hüllgewebes, das keine pathologischen Veränderungen aufweist. Die im Durchschnitt mit 20—30 Fortsätzen versehenen Ganglienzellen waren außerordentlich oft in den beiden erkrankten Ganglien vertreten. Auch die bisher beschriebenen pathologischen Zellformen zeigten im rechten wie im linken Ggl. Gasseri eine gleiche Verteilung. Somit lässt sich die Lokalisation des Hirntumors hinsichtlich seiner Beziehung zu den Trigeminusganglien und eines unmittelbaren mechanischen Einflusses auf das Ggl. Gasseri nicht in Zusammenhang bringen.

Nach ihrem morphologischen Verhalten könnten die wiedergegebenen Nervenzellen aus dem intramuralen Nervensystem des Magen-Darmtraktes stammen, doch handelt es sich um multipolare Zellelemente, die in großer Zahl in den untersuchten Trigeminusganglien vorkommen. Da in „gesunden“ Ganglien mit pseudounipolaren Nervenzellen nur ganz selten Zellen mit mehreren Fortsätzen, dagegen in erkrankten Ganglien ganze Gruppen

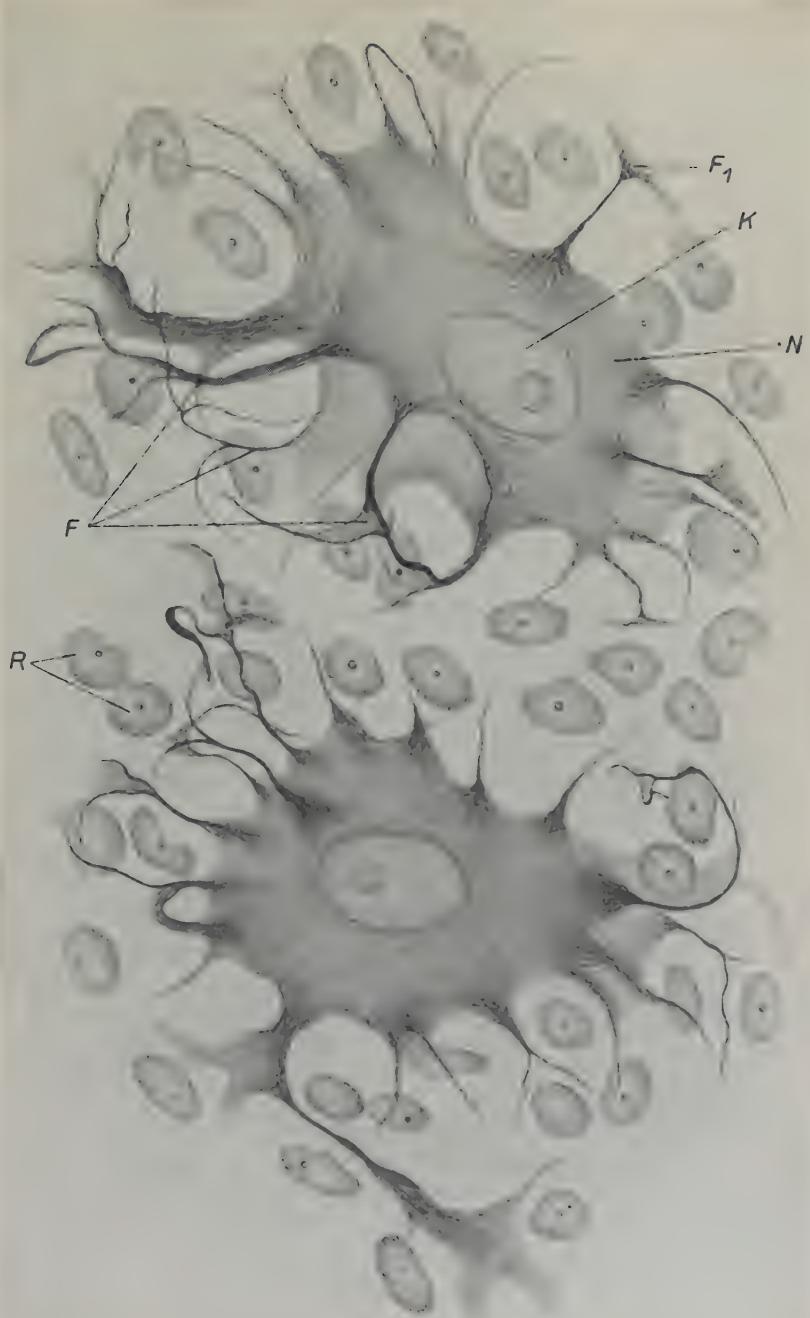


Abb. 7. Multipolare Nervenzellen aus dem Ggl. Gasseri. Mensch. Hirntumor. Bielschowsky-Methode. 1900mal vergrößert, auf $\frac{1}{10}$ verkleinert. K Kern der Ganglienzelle; N Neurofibrillengerüst; F Fortsätze; F₁ fibrilläre Verbreiterung eines Fortsatzes; k Kerne des Hüllplasmoids

multipolarer Zellen aufzufinden sind, können wir die fraglichen Zellen nicht als normalerweise in einem sensiblen Ganglion lokalisierte sympathische oder parasympathische Nervenzellen betrachten. Vielmehr müssen die multipolaren Zellen in einem sensiblen Ganglion als besondere, in einem bestimmten Funktionszustand befindliche Elemente gedeutet werden. Durch die Aus sprossung zahlreicher dünner und breiter Fortsätze, die an ihrem Ende wiederum ihre fibrilläre Masse breit entfalten, versucht die Nervenzelle gleich einem sensiblen Endkörperchen ihre Oberfläche zu vergrößern. Vielleicht sucht das Nervengewebe durch die Entwicklung eines feinsten neurofibrillären Materials den Verlust, der durch den Untergang der erkrankten Ganglienzellen entstanden ist, zeitweilig auszugleichen. Demnach hat man sich ein Wachstum kurzer Fortsätze an einer ursprünglich unipolaren Nervenzelle vorzustellen. Andererseits bleibt die Ansicht, welche die multipolaren Nervenzellen für junge, im Wachstum begriffene Ersatzzellen für absterbende Nervenzellen hält, gerechtfertigt. Von Lenhossek und Stöhr messen den sog. multipolaren Zellen im ausgewachsenen Spinalganglion keine Bedeutung zu. Das häufige Auftreten vieler multipolarer Nervenzellen in erkrankten sensiblen Ganglien nötigt jedoch dazu, den multipolaren Nervenzellen eine gewisse Aufgabe zuzuerkennen, die in einer regenerativen Tätigkeit und einem vorübergehenden Ersatz für zugrunde gegangene oder augenblicklich nicht funktionstüchtige Ganglienzellen ihr Ziel findet. Es ist sehr fraglich, ob die neugebildete Neurofibrillenmasse einen dauernden und vollwertigen Ersatz darstellt. Jedenfalls besitzen viele pseudounipolare Ganglienzellen die Fähigkeit, zahlreiche neue Fortsätze zu bilden und somit ihre neurofibrilläre Oberfläche zu vergrößern.

Nicht nur die Ganglienzellen und ihr zugehöriges Hüllplasmoidium unterliegen Degenerations- und Neubildungsprozessen. Auch das zwischen den Nervenzellen gelagerte Faser- und Zellmaterial läßt manche Veränderung in seiner Anordnung, Struktur und Zahl erkennen. Schon bei schwacher Vergrößerung fallen hier und da dichte Zellhaufen auf, deren Kerne verschiedenartig geformt sind. Von länglichen, gekrümmten oder gestreckten Kernen über längs- oder rund-ovale bis zu kreisförmigen Elementen sind sehr viele Kernformen in einer Zellansammlung enthalten. Zwischen den unterschiedlichen Kernen kommen bei Anwendung starker Vergrößerung eine Menge grober und feinster Nervenfasern zum

Vorschein. Die marklosen Nervenfasern besitzen kleine Verdickungen, fibrilläre Aufreibungen und sind ebenso wie die dicht beieinander gelagerten Kerne in ein homogen erscheinendes Plasma eingebettet. In ihrem vielfach gewundenen Verlauf verflechten sich die Nerven, verzweigen sich, anastomosieren unter-

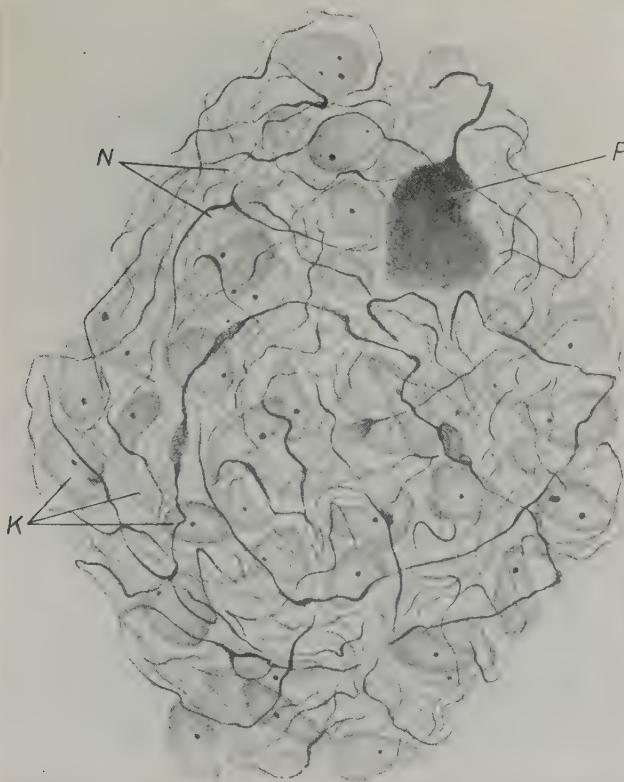


Abb. 8. Nervöses Faserknötchen aus dem Ggl. Gasseri. Mensch. Hirntumor. Bielschowsky-Methode 2000mal vergrößert. *N* Nervenfasern; *K* Kerne eines Plasmoidiums; *P* nervöser Fibrillenkolben

einander und lassen an ihrem Ende kleine und sehr große Neurofibrillenkolben entstehen (Abb. 8). Ähnlich einem sensiblen Endorgan zeigen die Nervenfasern in einem solchen Knötchen die Tendenz einer Oberflächenvergrößerung! Eine Verwechslung der nervösen Knötchen mit sensiblen Endkörperchen kann nicht möglich sein, da sie jene den sensiblen Körperchen eigenen Kapseln vermissen lassen. Innerhalb eines gewucherten Nebenzellplasmo-

diums muß es zu einer erheblichen Vermehrung der nervösen Faserelemente von durchweg marklosem Charakter gekommen sein. Die gut abgrenzbaren nervösen Knötchen nehmen stets zwischen den Ganglienzellen ihre Platz ein. Die Faser- und Kernanhäufungen werden ihre Entstehung sicher dem Einfluß der Ganglienzellen, dem Nebenzellplasmodium und den im Ganglion verlaufenden Nervenfasern verdanken. Es kann sich bei den fraglichen Knötchen nicht um normale, in einem gesunden Ganglion befindliche und mit einer spezifischen Aufgabe betrauten Nervengebilde handeln. Ihr Auftreten ist stets an das Vorhandensein pathologisch veränderter Nervenzellen gebunden. Wir haben daher hinsichtlich ihrer Bedeutung als neuromartige Knötchen lediglich zwischen einem Ersatzgewebe für ausgefallene Zell- und Faserelemente und einem gewucherten, dem Untergang geweihten Nervenmaterial zu wählen, das unter Umständen eine krankhafte Tätigkeit auszuüben vermag.

Die beschriebenen Knötchen wurden bisher von Terplan, Stöhr, Hagen und Hermann bei verschiedenen Erkrankungen der vegetativen und sensiblen Vagusganglien beschrieben.

Innerhalb der Terplanschen Knötchen kommt es im Verlauf und am Ende der marklosen Nervenfasern zu einer Ausbildung kolbiger Verdickungen, die sich aus feinsten Neurofibrillen zusammensetzen. Erreichen die Neurofibrillenkolben eine bestimmte Größe, werden sie als nervöse Endplättchen bezeichnet. Stellenweise treten die sog. Endplättchen tiefschwarz homogen imprägniert auf. Dieses Verhalten mag jedoch durch eine Überimprägnation der Fibrillen zu erklären sein, wenn man von einer immerhin möglichen Verklumpung und einem Zerfall der Neurofibrillen absieht. In den vorliegenden Präparaten war jedoch am Ende der Nervenfasern einwandfrei ein „Ausströmen“ neurofibrillärer Masse festzustellen, die sich zu einem länglich ovalen, rundlichen oder blattförmigen Kolben formierten. Kleine, mittelgroße und sehr große „Endplättchen“ sind stets innerhalb eines von vielen ovalen oder runden Kernen durchsetzten Plasmodiums gelegen und vermögen zweifellos ihre Gestalt zu verändern. Oftmals legen sich mehrere Kolben zu kleinen Gruppen zusammen (Abb. 9), während andere vereinzelt in der Nähe von Ganglienzellen zu finden sind. Eine dichte Anlagerung der nervösen Kolben an die Ganglienzelle oder sogar ein Eindringen der nervösen Plättchen in das Plasma einer Nervenzelle ließ sich nicht beobachten.

Über die Bedeutung der sog. Endplättchen wurden von zahlreichen Autoren unterschiedliche, teilweise sehr gegensätzliche Meinungen geäußert. Bei verschiedenen Erkrankungen wie Coronarsklerose (Lasowsky), Larynxtuberkulose (Lawrentjew und Filatowa), Asthma bronchiale (Hagen, Stöhr und

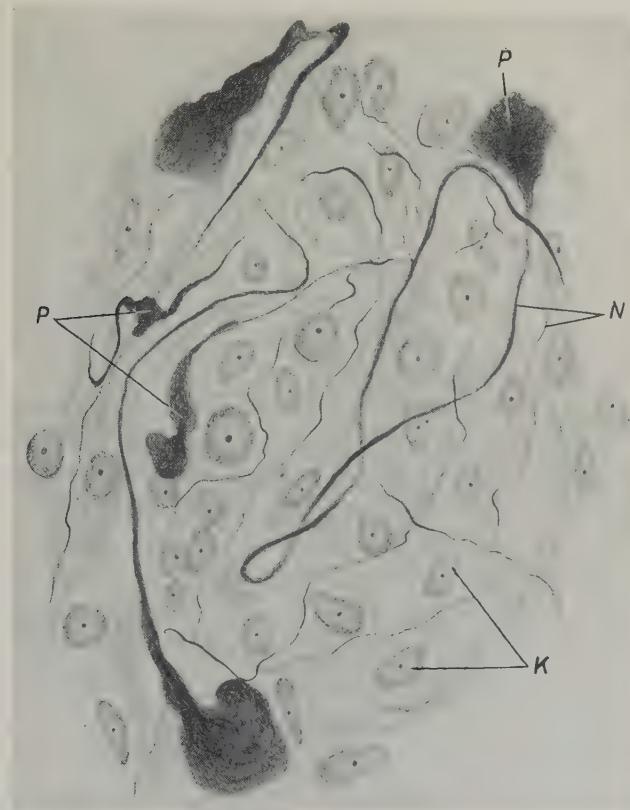


Abb. 9. Nervöse Fibrillenkolben aus dem Ggl. Gasseri. Mensch. Hirntumor. Bielschowsky-Methode 1650mal vergrößert, auf $\frac{4}{5}$ verkleinert. P nervöse Fibrillenkolben; N Nervenfasern; K Kerne eines Plasmodiums

Schmitz), bei Morbus Raynaud (Sunder-Plassmann) und bei erkrankten Vagusganglien (Hermann) kamen den genannten Beobachtern die nervösen Endplättchen in unterschiedlicher Zahl zu Gesicht. Übereinstimmend wird im vermehrten Auftreten der Fibrillenkolben der Ausdruck eines erhöhten Reizzustandes des Nervengewebes vermutet. Nach Huber sollen die an einer Ganglienzelle gelagerten Endplättchen die Berührungsfläche der dort

endigenden Nervenfaser vergrößern, während der Autor in Übereinstimmung mit Cajal andererseits an eine Neubildung nervöser Substanz durch die Nervenkolben glaubt. Harting konnte nach Vagotomie bei Kaninchen ein vermehrtes Auftreten von Endplättchen im Ggl. nodosum beobachten.

Schon in Ganglien, in denen keine Veränderungen an den Nervenzellen und Fasern oder am Hüllplasmoidum zu erkennen sind, finden sich vielfach nervöse Endplättchen an den Ganglienzellen oder in deren Umgebung. Auch Hermann hat bei „gesunden“ Menschen aller Lebensalter nur ein „fast“ vollständiges Fehlen der Nervenkolben im Ganglion nodosum feststellen können. Offenbar sind normalerweise in den sensiblen Ganglien vereinzelt Endplättchen vorhanden, die wahrscheinlich das morphologische Substrat eines besonderen Funktionszustandes des Nervengewebes darstellen. Sicher bedarf es nach den morphologischen Befunden zur Ausbildung eines nervösen Fibrillenkolbens in einem Ganglion der Mitwirkung von Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen und des Hüllplasmoids. Wir können weiter im Auftreten der Endplättchen eine Wachstumserscheinung des Nervengewebes erblicken, die unter abwegigen Bedingungen vermehrt oder vermindert sein kann, und die für einen nicht funktionstüchtigen Abschnitt des Nervenmaterials einen gewissen, wenn auch nicht vollständigen Ersatz bietet. Vielleicht darf im Hinblick auf die Befunde Bargmanns, der die Neurofibrillenkolben im Hypophysen-Zwischenhirnsystem mit einer Neurosekretion in Zusammenhang bringt, bei dem erhöhten Gehalt eines Ganglions an Endplättchen, ein ähnlicher Vorgang vermutet werden. Auf jeden Fall sind neurofibrilläre Kolben im Nervengewebe weiter verbreitet als man bisher angenommen hatte. In der Retina hat Becher, der zahlreiche morphologische Kennzeichen einer neurosekretorischen Tätigkeit der meisten Nervenzellen des Ganglion fasciculi optici aufdecken konnte, mehrere fibrilläre Aufreibungen unterschiedlicher Größe im Verlauf und am Ende markloser Nervenfasern beobachtet. Der Autor sieht in der Entwicklung derartiger neurofibrillärer Strukturen eine große Veränderlichkeit und einen außerordentlichen Funktionszustand des Nervengewebes. Gibt uns auch der histologische Schnitt jeweils ein fixiertes Momentbild eines Gewebsabschnittes wieder, so muß bei der feineren neurohistologischen Untersuchung stets ein ständiger Formwechsel des Nervengewebes berücksichtigt werden. Wie jedes andere Gewebe wird das Nerven-

system einer fortwährenden Umformung unterliegen, abgenutztes Nervenmaterial kann möglicherweise in bestimmten Grenzen eine Regeneration erfahren; andererseits versucht das Nervensystem erkrankte und somit für eine normale Funktion ausgefallene Anteile durch ein mehr oder weniger schnelles Wachstum zu ersetzen. Eine Neubildung und Wucherung nervösen Gewebes wird wahrscheinlich schon im Entstehen den Keim einer Minderwertigkeit in sich tragen, die unter Umständen eine abnorme nervöse Tätigkeit verursacht. Hierüber vermögen uns nur exakte morphologisch-experimentelle und vergleichend neuropathologische Untersuchungen eine Auskunft zu geben. Die Bedeutung des vegetativen und peripheren cerebrospinalen Nervensystems für die Entstehung und den Ablauf der Krankheiten macht künftig neurohistopathologische Untersuchungen in viel größerem Umfange erforderlich.

Zusammenfassung

Die mit Hilfe der Bielschowsky-Methode untersuchten Ganglia semilunaria eines an einem Hirntumor erkrankten 48jährigen Patienten wiesen zahlreiche, von dem normalen Nervenzellbild abweichende Veränderungen auf. Pyknotische Kerne, Granulierung und Vakuolisierung des normalerweise fibrillär differenzierten Neuroplasmas werden als pathologische Kennzeichen der pseudounipolaren Zellen beschrieben. Viele Nervenzellen unterliegen einer Degeneration und gehen zugrunde. Als Neubildungen nervösen Gewebes können hyperplastische Faserkörbe, Ganglienzellen mit 20—30 Fortsätzen, nervöse Knötchen und neurofibrilläre Kolben gewertet werden.

Schrifttum

- Bargmann, W.: Das Zwischenhirn-Hypophysensystem. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1954. — Becher, H.: Über ein vegetatives, zentralnervöses Kerngebiet in der Netzhaut des Menschen und der Säugetiere. *Acta Neuroveget.* 8 (1954) 421. — Biscop, de: Über pathologische Veränderungen am Auerbachschen Plexus bei Megacolon. *Z. Zellforschg.* 34 (1947) 142. — Burkhardt, E. G.: Zur Frage der multipolaren Zellen in den Spinalganglien. *Acta Anat.* 17 (1953) 253. — Ramon y Cajal: Die Struktur der sensiblen Ganglien des Menschen und der Tiere. *Z. ges. Anat., Abt. 3: Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 16 (1906) 177. — Disse, J.: Über die Spinalganglien der Amphibien. *Verhandl. d. anat. Ges.* 8 (1893) 201. — Dogiel, A. S.: Der Bau der Spinalganglien bei den Säugetieren. *Anat. Anz.* 12 (1896) 140. — Ders.: Der Bau der Spinalganglien des Menschen und der Säugetiere. *G. Fischer, Jena* 1908. — Dolgo-Saburoff, B.: Der Aufbau

des Vagussystems. Arch. Anat. **18** (1938) 83. — Feyrter, F.: Über eine eigenartige Geschwulstform des Nervengewebes im menschlichen Verdauungsschlauch. Virchows Arch. **295** (1935) 480. — Ders.: Über die Pathologie der nervösen vegetativen Peripherie und ihrer ganglionären Regulationsstätten. Wilhelm Maudrich, Wien 1951. — Hagen, E.: Beobachtungen zur pathologischen Histologie des vegetativen Nervensystems bei verschiedenen Erkrankungen des Gefäßapparates. Z. Anat. **114** (1949) 420. — Hermann, H.: Histologische Beobachtungen am Ganglion nodosum Nervi vagi des Menschen bei verschiedenen Erkrankungen. Acta Neuroveget. **4** (1952) 354. — Harting, K.: Beitrag zur Kenntnis des „Kugelphänomens“ (Cajal) im Ggl. nodosum des Vagus. Z. Anat. **113** (1944) 174. — Huber, G. L.: The spinal ganglia of amphibia. Anat. Anz. **12** (1896) 417. — Jabonero, V., und Bordallo, F.: Estudios sobre la inervación del tubo digestivo. I. Morfología normal y patológica de los elementos nerviosos del recto y conducto anal humanos. Trab. Inst. nac. cienc. méd. **11** (1948) 149. — v. Lenhossék, M.: Über den Bau der Spinalganglien des Menschen. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten **29** (1896) 1. — Ders.: Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen. Arch. f. mikroskop. Anat. **69** (1907) 245. — Levi, A.: Beitrag zur Kenntnis der Struktur des Spinalganglions. Verhandl. d. anat. Ges. Genf **1905**, 158. — Lawrentjew, B. J., und Lasowsky, J. M.: Über die Reizerscheinungen im autonomen Nervensystem. Die Natur des sog. „Kugelphänomens“. Z. Neurol **131** (1931) 885. — Rieder, W.: Pathologische Veränderungen der intarmuralen Geflechte beim sog. Kardiospasmus. Zbl. Chir. **62** (1935) 130. — Rößle, R.: Beitrag zur Kenntnis der Pathologie der motorischen Apparate des Wurmfortsatzes Mitt. Grenzgeb. Med. u. Chir. **42** (1930) 143. — Retzius, G.: Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen Kopfganglien. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. **1880**, 369. — Ders.: Weiteres zur Frage von den Nervendigungen und anderen Strukturverhältnissen in den Spinalganglien. Biol. Untersuch., N. F. **9** (1900) 69. — Spirlas, A.: Zur Kenntnis der Spinalganglien der Säugetiere. Anat. Anz. **11** (1896) 629. — Stöhr, P.: Mikroskopische Anatomie des vegetativen Nervensystems. Springer, Berlin 1928. — Ders.: Zusammenfassende Ergebnisse über die normale und pathologische Histologie der sympathischen Ganglienzelle und der Endapparate im vegetativen Nervensystem. Erg. Anat. **33** (1941) 135. — Ders.: Studien zur normalen und pathologischen Histologie vegetativer Ganglien I. Z. Zellforschg. **32** (1943) 587; II. Z. Zellforschg. **38** (1944) 109; III. Z. Anat. **114** (1948) 4. — Stöhr, P., und Schmitz, M.: Über pathologisch-histologische Befunde an operativ entfernten sympathischen Halsganglien bei Asthma bronchiale. Z. Neurol. **176** (1943) 98. — Sunder-Plaßmann, P.: Durchblutungsschäden und ihre Behandlung. Neue Deutsche Chir. Bd. 65. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart 1943. — Takeda, G.: Über die multipolaren Zellen im Ganglion semilunare. Folia Anat. Jap. **2** (1924) 305. — Thomas, V.: Examen des ganglions rachidiens par la méthode de R. y Cajal dans un cas d'amputation. Cpt. rend. des séances de biol. **60** (1906) 857.

*Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin
Direktor: Professor Dr. E. von Herrath*

Untersuchungen über das maximale Lungenluft-Volumen

Ein Beitrag
zum Problem des postnatalen Lungenwachstums*

Von

H. J. Clemens

Mit 15 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 4. September 1954)

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung und Problemstellung	448
B. Eigene Untersuchungen	460
I. Allgemeine Grundlagen, spezielle Versuchsanordnungen, Methodik	460
a) Allgemeines	460
b) Theoretische Grundlagen zur Volumenmessung	460
c) Apparatur und Messung des maximalen Lungenluft- volumens	469
II. Befunde zur Feststellung des physiologischen Alters von <i>Rattus norvegicus</i>	473
a) Embryonalzeit	473
b) Säuglingsperiode	473
c) Jugendzeit	475
d) Reifungsperiode	477
e) Höhe des Lebens	477
f) Reifes Alter	478
g) Greisenalter	480
Ergebnisse	481
III. Meßwerte für das maximale Lungenluftvolumen	484
IV. Diskussion und Literaturbesprechung	493
C. Zusammenfassung und Ergebnisse	510
D. Literaturverzeichnis	511

* Habilitationsschrift der Med.-Fakultät der Freien Universität Berlin

A. Einleitung und Problemstellung

Will man sich eine Vorstellung von der Art des postnatalen Wachstums eines Organismus oder einzelner Organe machen, so kommt man sehr bald zu der Erkenntnis, daß hierfür eine große Zahl von Faktoren zu berücksichtigen ist, deren Gesamtheit erst einen vollständigen Einblick in die Gegebenheiten vermittelt. Der postnatale Wachstumsvorgang wird rein äußerlich sichtbar durch die Volumenzunahme und gleichzeitige Änderung der Form, nach Rössle (1917) hervorgerufen durch Ansatz von strukturell und funktionell lebender Masse. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist in den einzelnen Entwicklungsstadien verschieden. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß der Wachstumstrieb und damit auch die Wachstumsgeschwindigkeit während der Embryonalzeit am stärksten sind, um dann von der Geburt an bis ins hohe Alter hinein verschieden schnell abzunehmen. Schon aus dem bisher Gesagten sind die Schwierigkeiten erkennbar, die bei einer exakten Beobachtung dieser Vorgänge auftreten, da Volumenzunahme und Form von einer Reihe innerer und äußerer Faktoren abhängen, die wir nur zu einem Teil kennen (Zellteilung, Zellwachstum, Grundsubstanzvermehrung, Geschlechtsreife, Geschlecht, hormonale Steuerung, Stoffwechsel, Rasse, Konstitution usw.). Weitere sehr bedeutsame Faktoren, die die normale Entwicklung, d. h. Wachstumstrieb, Wachstumsgeschwindigkeit und Lebensdauer, fördern oder hemmen können, sind: Wärme, Kälte, Durst, Hunger, Ruhe, Arbeit, Freiheit, Gefangenschaft usw. Außerdem ist das Wachstum einzelner Organe in bedingtem Maße auch noch von der Gesamtkörpergröße des betreffenden Individuums abhängig. Das bedeutet jedoch nicht, daß nach dem äußerlich sichtbaren Wachstumsabschluß des Gesamtorganismus Teile desselben keine Wachstumsfähigkeit mehr besitzen.

Grundlage des Wachstums ist die Zellteilung (*Mitose*, *Amitose*). Es steht fest, daß das Wachstum der Einzelzelle insofern beschränkt ist, als es Zellen über eine bestimmte Größenordnung hinaus nicht gibt; außerdem ist das Wachstum der Zellen noch begrenzt durch die mit der Zellreifung verbundene Wandlung der Zellen, die sich in den verschiedensten typischen Differenzierungen und der Bildung von paraplasmatischen Produkten ausdrückt, wodurch die Zellen Jugendlichkeit und damit embryonale Vermehrungsfähigkeit einbüßen (*Cytomorphose*, Minot 1913). Ge-

webe oder Organe, in denen diese Produkte frühzeitig und am stärksten auftreten, stellen die Mitosefähigkeit am ehesten ein.

Mit dem Wachstum parallel läuft demnach die Differenzierung der Gewebe, d. h. die verschiedene Entwicklung ursprünglich gleichartiger Teile. Sie ist einmal genbedingt (*Praeformation*) und zum anderen von nichterbten Faktoren abhängig (*Epigenesis*). Die Differenzierung ist die sichtbare Weiterentwicklung der bereits im Keim determinierten Formwerte (W. Brandt 1948).

Solange das Wachstum sich innerhalb normaler Grenzen mit einer entsprechenden Massenzunahme vollzieht, spricht man von *Eutrophie*. Wächst ein Gewebe oder ein Organ über das normale Maß hinaus, dann muß man unterscheiden zwischen einem Wachstum, das mit einer Massenzunahme verbunden ist, die ausschließlich durch Vergrößerung vorhandener Formenwerte bedingt ist, *Hypertrophie*, und einem Wachstum, bei dem die Massenzunahme mit einer Vermehrung dieser Formenwerte einhergeht, *Hyperplasie* oder auch *numerische Hypertrophie* genannt. Den Geweben und Organen scheint dabei die Möglichkeit innezuwohnen, beide Wege der Massenzunahme zu beschreiten. Der Organismus wird dadurch in die Lage versetzt, auf verschiedenen Wegen und in verschiedener Zeit, von unterschiedlichen Ausgangsgrößen ausgehend, eine für die Art bezeichnende endgültige Größe zu erreichen (Äquifinalität, Bertalanffy, zitiert bei Brandt). Wachstum und Form ganzer Organe werden bestimmt durch die Differenzierung der Zellen sowie durch die gegenseitigen Beziehungen der zu einem Organ zusammenwachsenden verschiedenen Gewebelemente. Die Vorgänge, die zu einer derartigen höheren Ordnung führen, sind unbekannt; sie könnten durch die Heidenhain'sche Theorie (1921) von den Histosystemen und deren Teilungskörpern, den *Histomeren*, eine Erklärung finden.

An die Wachstumsfähigkeit durch Zellvermehrung (*Hyperplasie*) ist die *Regeneration*, d. h. die Fähigkeit der echten Neubildung bzw. Ergänzung physiologischer- oder pathologischerweise verlorengegangener Substanzen, geknüpft. Zu einer dauernden Regeneration sind im allgemeinen die Zellen der Organe befähigt, die als Wechselgewebe (Rössle 1927) bezeichnet werden (Haut, Blut etc.). Ganze Organe, die wir als *Dauergewebe* (Rössle 1927) bezeichnen, besitzen im allgemeinen diese Fähigkeit nicht

mehr. Eine gewisse Ausnahme hiervon macht die Leber. Bei der Lunge sind die Verhältnisse noch gänzlich ungeklärt. Der Zeitpunkt, bis zu welchem das normale Wachstum der Organe durch Vermehrung der Formelemente (Hyperplasie) erfolgt, ist unbekannt. Das spätere Wachstum wird durch Zellvergrößerung (Hypertrophie) erreicht. Nach dem Wachstumsabschluß antworten ganze Organe auf verschiedene genetische Reize im allgemeinen nur noch in Form der Hypertrophie. Handelt es sich dabei um eine durch Mehrbeanspruchung in der Zeiteinheit hervorgerufene Hypertrophie, dann spricht man von einer **Arbeitshypertrophie**. Bei Ausfall von Teilen des Organgewebes gleicht der Organismus diese Störung durch gesteigerte bzw. veränderte Tätigkeit an anderen Stellen wieder aus (**kompensatorische Hypertrophie**). Im gleichen Sinne ist die **vikariierende Hypertrophie** zu deuten (**Emphysema pulmonum**).

Mit dem normalen Wachstum und der Lebensdauer eng verbunden sind morphologische und chemische Veränderungen, die wir als **Altersveränderungen** auffassen. Sie stellen physiologische Vorgänge am gesunden Organismus dar, der unter an nähernd normalen Lebensbedingungen aufgewachsen ist, und werden mit fortschreitendem Alter ausgeprägter. Diese Veränderungen bedingen neben anderen auch ein Nachlassen der Funktionstüchtigkeit. Nach Aschoff (1938) ist das Altern als eine die Zellen, die Gerüst- und Grundsubstanz in wechselndem Maße betreffende, aber den Organismus als eine Einheit in seinen Teilfunktionen herabsetzende Entmischung der kolloidalen Substanz aufzufassen. Was dabei normale Altersveränderungen sind, ist insofern nicht leicht zu beurteilen, als genau genommen der Organismus schon von der Befruchtung an einem „Älterwerden“ unterliegt, dieses Älterwerden sich aber zu verschiedenen Zeitpunkten unterschiedlich bemerkbar macht. Häufig wird es auch, vor allem im Greisenalter, nicht möglich sein, normale und pathologische Veränderungen mit Sicherheit gegeneinander abzugrenzen.

Betrachtet man das Schrifttum über das postnatale Lungenwachstum, so sind entsprechend den bisherigen Ausführungen verschiedene Wege zur Lösung dieses Problems beschritten worden (embryologisch, vergleichend-anatomisch, pathologisch-anatomisch, histologisch und metrisch). Nachdem Kölliker (1897) seine Theorie veröffentlicht hatte, wonach die Lungen schon bei

der Geburt fertig ausgebildet sind und sich post partum nur noch „vergrößern“ (gemeint ist Vergrößerung durch Dehnung der Alveolen), traten bald Untersucher auf, die seine Ansichten kritisch überprüften. Sie befaßten sich einmal mit dem Wachstumsmodus der Lunge und in neuerer Zeit mit der Frage einer echten Neubildung von Lungengewebe bzw. mit dem Entstehen neuer respiratorischer Elemente nach der Geburt¹. Hierzu dienten auch experimentelle Versuche wie Lobektomie, Pneumektomie, Phrenektomie und künstlicher Pneumothorax im Tierversuch². Parallel zu diesen Untersuchungen laufen die klinischen Beobachtungen nach den gleichen chirurgischen Eingriffen am Menschen, wenn sie auch begreiflicherweise eine histologische Kontrolle nicht zulassen.

Zusammenfassend ergeben sich folgende Auffassungen über die Entwicklung der Lunge:

Die Lungenanlage³ entsteht an der Ventralseite des Vorderdarmes zwischen der Leberanlage und den Kiemen. Zwei blindsackförmige Ausbuchtungen am caudalen Ende der Lungenknospe stellen den Beginn der beiden Hauptbronchien dar, die sich im Laufe der Entwicklung weiter teilen und unterteilen, so daß schon bald eine große Zahl von Verzweigungen zu erkennen ist. Die

¹ Bänisch 1952; Broman 1938, 1939, 1940; Clements 1938; Cooper 1938; Engel 1950; Ham and Baldwin 1941; Hjelmann 1940; Hjortsjö 1945, 1946, 1950; Hollsten 1941; Leonardis 1950; Morrison 1947, 1948; Potter and Loosli 1951; Versteegh and Dijkstra 1942; Bargmann und Heiß 1936 in: Hdb. d. mikr. Anat. d. Menschen Bd. V,3 (Literatur bis 1936); Marcus 1937 in: Hdb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere Bd. III (Literatur bis 1937).

² Phrenektomie und künstlicher Pneumothorax: Bettini e Celotti 1933; Chini 1929; Dogliotti e Amprino 1932; Dumerest 1936; Loosli 1935; Loosli, Adams and Thornton 1949; Munk 1862; Rossel 1931. Lobektomie und Pneumektomie: Adams 1950; Birath, Crafood and Rudström 1947; Bremer 1936/37; Cohn 1939, 1940; Da Fano 1912; Fourestier 1948; Friedrich 1908; Gurgien und Cecconi 1950; Haasler 1892; Hellin 1906; Hilber 1932, 1934, 1943, 1947; Juvenell 1951; Kawamura 1914; Laudicella 1948; Lester, Coumand and Riley 1942; Longacre and Johansman 1940; Monod e Ghasi 1951; Rabboni 1945, 1947; Rienhoff, Reichert; und Heuer 1935; Riley and Coumand 1949; Tiemann 1936, 1940; Wenzel 1950.

³ Literatur: siehe die einschlägigen Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte.

Differenzierung der Lunge erfolgt nach den Untersuchungen von Bromann (1923) durch zentrifugale Sprossung des entodermalen Lungenepithels; nach Meinung anderer Autoren durch zentripetale Septierung, d. h. daß in diesem Falle das Mesoderm für das Lungenwachstum maßgebend sein soll. Der entodermale Hauptbronchus wird zuerst gebildet; von ihm wachsen die Seitenbronchien aktiv aus. Über den Wachstumsmodus des

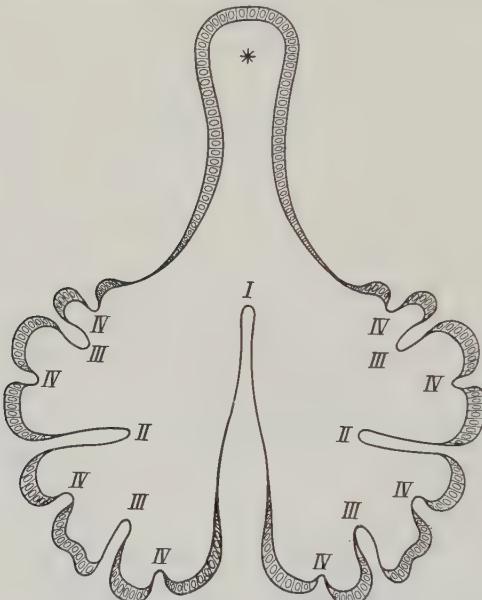


Abb. 1. Schema der Alveolenbildung. (Katze) I: Erste Gabelung entspricht der ersten Teilung einer Urmutterpneumonomere. II: Zweite Gabelung, entsprechend einer zweiten Generation. III: Vier Gabelungen, entsprechend einer dritten Generation usw. Fortschreitende Unterdrückung der Endgänge, durch die in den aufeinanderfolgenden Teilungen zunehmende Verkürzung der Gabelzweige (scheinbare Falten!) versinnbildlicht (aus: Bender 1923)

Bronchialbaumes schreibt Bromann (1923), daß die entodermale Lungenanlage kompliziert wird sowohl durch centrifugale, dichotomische Verzweigung der zuerst gebildeten Seitenbronchien als auch durch monopodisch von Haupt- und Seitenbronchien auswachsende Epithelsprossen (s. a. Pneumonomerentheorie, Bender 1923). Je mehr sich die epithelialen Gänge verzweigen, desto geringer wird der Anteil des mesenchymalen Gewebes. Die Zahl der Gänge wird unübersehbar. Dann folgt eine Periode des Wachstumsstillstandes für den Bronchialbaum. Während dieser Zeit entstehen durch Knospung an den Enden des Bronchialbaumes die Alveolen (Abb. 1). Gleichzeitig differenziert

sich das Mesenchym um die entodermale Lungenanlage und vermehrt sich deutlich. Die Lumina der Gänge werden enger, ihr Epithel unterliegt gewissen Umformungen.

Während sich die Untersuchungen über das embryonale Wachstum der Lungen in den ersten Foetalmonaten noch relativ einfach gestalten, werden sie gegen Ende der Foetalzeit dadurch immer schwieriger, daß das ganze Gangsystem unübersehbar im Raume zusammengedrängt wird. Eine weitere Komplikation erfährt das histologische Bild durch die Entfaltung der Alveolen bei der Geburt. Damit ist es fast unmöglich geworden, im histologischen Schnitt die Orte zur Darstellung zu bringen, an denen ein postnatales Wachstum stattfinden könnte.

Daß es nach der Geburt zu einem Wachstum kommen muß, geht eindeutig aus der Gewichts-, Längen- und Volumenzunahme des Organes mit zunehmendem Alter hervor. Fest steht auch, daß die Lunge des Erwachsenen erheblich mehr Alveolen besitzt als die Neugeborenenlunge.

Hierüber schreibt Heiß (1936) u. a.: „Die neugeborene Lunge zeigt im Gesichtsfeld 193 Alveolen, auf gleicher Fläche hat die erwachsene Lunge 63 Alveolen, also nur ein Drittel der Alveolen des Neugeborenen. Mit anderen Worten, die Alveolen des Neugeborenen haben sich auf das 3fache in der Flächenausdehnung erweitert. Da aber eine 8mal größere Fläche beim Erwachsenen mit Alveolen zu bedecken ist, muß neben der Vergrößerung auch eine Vermehrung der Alveolen stattfinden, und zwar um das 2,6fache ihres ursprünglichen Bestandes. Die Tatsache, daß der Erwachsene nicht nur weitere, sondern auch erheblich mehr Alveolen besitzt, ist in der neueren Literatur unabstritten.“

Völlig ungeklärt ist aber die Frage, wie dieses Wachstum und bis zu welchem Zeitpunkt es erfolgt. Folgende Möglichkeiten des postnatalen Lungenwachstums sind in den zitierten Arbeiten erörtert worden:

1. Die Neugeborenenlunge wächst nach den gleichen Prinzipien weiter, wie sie für das foetale Lungenwachstum gelten.
2. Die Zahl der Alveolen vermehrt sich durch peripheres Wachstum. Ursprünglich vorhandene Alveolen werden zu Teilen des Bronchialbaumes umgewandelt, wodurch dieser eine Zunahme um mehrere Zweiggenerationen erfährt.
3. Der Bronchialbaum wächst in die Länge und bildet an seinen Enden, neben den schon vorhandenen und sich erweiternden Alveolen, neue Alveolen aus, die bei der Geburt nur rudimentär bzw. überhaupt nicht vorhanden sein sollen.

4. Die Lunge wächst post partum nur durch Dehnung.

Keine dieser Theorien kann als bewiesen gelten, da die zur Klärung dieses Problems angewandten Methoden unzulänglich sind.

Die erwähnten experimentellen Versuche (Lobektomie etc.) könnten eine Möglichkeit bieten, hinter die Wachstumsvorgänge der Lunge nach der Geburt zu kommen. Man zwingt durch derartige Eingriffe die verbliebene Restlunge zu einer Reaktion. Es läßt sich denken, daß diese Reaktion möglicherweise darin besteht, daß die Lunge versucht, den Verlust eines Teiles des Lungengewebes dadurch zu decken, daß die Restlunge wächst. Man sollte meinen, daß sie dabei den gleichen Wachstumsweg einschlägt, der ihr normalerweise gegeben ist.

Die Ergebnisse der experimentellen Arbeiten geben aber über das Wie dieses Wachstumsvorganges keine befriedigende Auskunft, da die meisten Autoren sich mit einer vergleichenden Be trachtung histologischer Schnitte begnügten, ohne diese Frage überhaupt zu berühren. Die Resultate dieser Arbeiten schwanken in ihrer Auffassung zwischen einer *vikariierenden Hypertrophie* (*Emphysema pulmonum*) und *Hypertrophie* und *Hyperplasie*. Eine *regenerative Hyperplasie* wird vereinzelt für den jugendlichen Organismus angenommen, während es bei älteren Individuen nur zur *Hypertrophie* kommen soll. Der Beweis für die Richtigkeit der einen oder anderen Anschauung steht jedoch bis heute aus.

Auch die menschliche Pathologie ist sich uneinig darüber, ob es bei krankhaftem Ausfall eines Teiles der Lungen im verbleibenden gesunden Lungengewebe zu einer *Hypertrophie*, *Hyperplasie* usw. kommt.

Eine der vielen Schwierigkeiten, die histologischen Schnitte richtig zu deuten, ist m. E. darin zu sehen, daß man dem Gewebe nicht ansehen kann, was schon vorher vorhanden war und was erst später entstanden ist.

Eine vollständige Kenntnis der normalen Wachstums- und Altersveränderungen des Lungengewebes ist weiter die Vorbedingung zur Beurteilung der experimentellen Ergebnisse und zur Abgrenzung etwaiger pathologischer Reaktionen. Diese Forderung ist aber trotz zahlreicher Arbeiten¹ weder für den Menschen noch

¹ Literatur bis 1936 siehe Hdb. d. mikr. Anat. d. Menschen, Bd. V, 3, 1936. Amprino 1937; Amprino e Ceresa 1937; Aschoff 1938; Baumann 1940; Bertalanffy 1950; Bertalanffy and Leblond

für die einzelnen Versuchstiere erfüllt. So fehlten uns bis vor kurzem genauere Kenntnisse über den normalen Bau der Alveolarwandung in der Säugerlunge, dessen Erforschung erst durch die Einführung der Elektronenmikroskopie wesentlich fortgeschritten ist (Low 1952, 1953; Clemens 1954; Swigart und Kane 1954).

Die Erforschung von Wachstumsfragen an der Lunge wird dadurch erschwert, daß es fast unmöglich ist, normales menschliches Lungenmaterial für die Zeit von der Geburt bis zur Höhe des Lebens zu erhalten. Rössle (1932) schreibt hierzu wörtlich:

„Um nochmals kurz auf die Lungen zurückzukommen, liegt für dieses Organ außer der unberechneten Menge spontan aus dem Hilus bei dessen Durchtrennung abgelaufenen Blutes die Schwierigkeit in der Seltenheit eines normalen Befundes, besonders beim Erwachsenen; denn selbst bei überraschend oder gewaltsam gestorbenen Personen (etwa durch fulminante Embolie oder Unfall) kann noch in den wenigen Minuten des Todeskampfes Lungenödem entstehen; außerdem beeinflussen die nach dem Tode anhaltenden Blutbewegungen, vor allem Hypostase, Blutgehalt und Blutverteilung in den Lungen; die häufigen terminalen Lungenentzündungen und die in früheren Lebensabschnitten durchgemachten, narbenden Lungenkrankheiten tragen — kaum braucht es erwähnt zu werden — ebenfalls dazu bei, daß ‚normale‘ Lungen zu den größten Seltenheiten am Sektionstisch gehören.“

Wir sind daher in erster Linie auf die Untersuchung kurzlebiger Laboratoriumstiere angewiesen, wobei eine Übertragung der Ergebnisse auf den Menschen nur mit großer Zurückhaltung erfolgen kann, da sich die Tiere je nach ihrer Art und dem Stand der Entwicklung zur Zeit der Geburt sehr verschieden verhalten können. Bei dem Versuch, Tierergebnisse verschiedener Altersstufen auf den Menschen zu übertragen, zeigt es sich auch, daß es unmöglich ist, die Altersveränderungen mit dem kalendermäßigen Alter in Einklang zu bringen. Daher sind vergleichende Betrachtungen, die lediglich dieses angeben (Hilber 1943), nur von geringem Wert. Das gleiche gilt für die Beobachtungen am Menschen selbst. Es muß daher gefordert werden, sich bei solchen Untersuchungen an das „physiologische Alter“ zu halten. Für den Menschen sind hierzu viele Literaturangaben verwertbar, für unsere ge-

1953; Bohn 1950; Boyden and Hartmann 1946; Boyden and Hamre 1951; Civin and Edwards 1951; Diezel 1938; Engel 1949; Engelhardt 1952; Förster 1943; Gödeke 1949; v. Hayek 1953; Hintzsche 1944; Kaufmann 1952; Leblond and Bertalanffy 1951; Madgyshazi and Okos 1944; Moisin 1952; Policard 1938; Schmid 1951; Stutz 1951.

bräuchlichsten Laboratoriumstiere jedoch sind nur höchst unzureichende Untersuchungen durchgeführt. Aschoff (1938) bezeichnet die vor der Höhe des Lebens (25. bis 45. Lebensjahr) liegende Entwicklungsperiode des Menschen als *Evolutionsperiode*, die danach als *Involutionsperiode*. Um die Zeiträume, die diese Perioden umfassen, noch etwas genauer zu bestimmen, unterteilt er die *Evolutionsperiode* in:

1. Embryonalzeit
2. Säuglingsperiode (bis 7. Lebensmonat)
3. Kindheit (bis 7. Lebensjahr)
4. Knaben- und Mädchenzeit (bis 14. Lebensjahr)
5. Reifungsperiode (bis 25. Lebensjahr)

die *Involutionsperiode* in:

1. Reifes Alter (45. bis 65. Lebensjahr)
2. Greisenalter (ab 65. Lebensjahr)
3. Zeit der Ganz-Alten (über 85. Lebensjahr).

Für eine Reihe von Fragestellungen hat es sich außerdem als notwendig erwiesen, die „Lungengröße“ zu bestimmen, um etwa so einen Eindruck vom postnatalen Lungenwachstum zu gewinnen. Damit ist man bei den Untersuchungsmethoden angelangt, die sich mit dem äußerlich sichtbaren Lungenwachstum (Lungenvolumen, Lungengewicht und Lungenform) sowie mit den Thoraxverhältnissen (Hofbauer 1928, Zeltner 1913) befassen. Sie finden ihren Niederschlag in Gewichts-, Längen- und Volumenmessungen sowie in den Korrelationen derselben. Eine ausführliche zusammenfassende Darstellung dieser Ergebnisse für den Menschen findet sich bei Rössle und Roulet (1932), Wetzel (1936) und Engel (1950)¹. Es fällt auf, daß, außer bei Engel, keine genaueren Angaben über das „Lungenvolumen“ vorhanden sind, während Gewichts- und Längenmessungen von den genannten Autoren sehr eingehend abgehandelt werden. Das dürfte an dem Fehlen einer geeigneten Untersuchungsmethode zur Erfassung des „Lungenvolumens“ liegen.

Hier ist eine Klärung und Definition des Begriffes „Lungenvolumen“ erforderlich, da Morphologen, Kliniker und Physiologen diesen Begriff jeweils anders auslegen. Der Morphologe versteht im allgemeinen unter Lungenvolumen das Volumen, welches durch Wasserverdrängung des Organes ermittelt wird. Hierfür ist

¹ Über die Bedeutung dieser Untersuchungsergebnisse siehe IV. Diskussion und Literaturbesprechung.

man auf Leichenmaterial angewiesen. Werden die Lungen *in situ* fixiert, um ähnliche Verhältnisse wie beim Lebenden zu erhalten, so enthalten sie eine gewisse Menge Luft, die Kliniker und Physiologen als *Residualluft* (Anthony 1930) bezeichnen. Möglicherweise ist die Residualluftmenge der Leichenlunge etwas kleiner als beim Lebenden, da wahrscheinlich die Leichenexpirationsstellung des Thorax kleiner ist als die maximale Exspirationsstellung des Thorax am Lebenden. Wird jedoch das Volumen unfixierter, kollabierter Leichenlungen durch Wasserverdrängung gemessen, so haben diese Lungen einen geringeren Luftgehalt als die fixierten. Kliniker und Physiologen nennen diese geringe Luftmenge *Minimalvolumen*. Unter *Maximalvolumen* bzw. *Maximalkapazität* verstehen sie die Luftmenge, welche die Lungen bei maximaler Inspiration beinhalten. Ein entsprechender Wert ließ sich bisher an Leichenmaterial nicht gewinnen. Zusammenfassend muß demnach Unterschieden werden zwischen einem „*anatomischen Lungenvolumen*“ (Wetzel 1936), d. h. einem Raum, den die Lungen als Gesamtorgan einnehmen, und einem „*Lungenluft-Volumen*“, das je nach Atemlage erheblichen Schwankungen unterliegt.

Parallel zu den genannten physikalischen Untersuchungsmethoden, deren Ergebnisse an Leichenmaterial gewonnen wurden, laufen die Untersuchungen, die die Lungenfunktionen am Lebenden unter dem Gesichtspunkte bekannter physikalischer Gesetze oder Maße betrachten. Diese Untersuchungen müssen zur Erfassung des postnatalen Lungenwachstums vergleichsweise mit herangezogen werden, um ein Nachlassen der Funktion, wie es bei Alterungsprozessen der Fall ist, beurteilen zu können. Hier interessiert es vor allem, welche Maße und Methoden am Lebenden angewendet werden, um zu einer Vorstellung vom „*Lungenvolumen*“ zu gelangen.

Die Werte für die in den Lungen bei verschiedenen Thoraxstellungen enthaltenen Luftpengen sowie die entsprechenden Meßmethoden am Lebenden und am Leichenmaterial sind in der Tabelle 1 zusammengestellt.

Die Problemstellung ergibt sich aus dem in der Einleitung Gesagten. Da es bisher durch histologische Untersuchungen nicht möglich war, zu einer einheitlichen Auffassung darüber zu kommen, wie und bis zu welchem Zeitpunkt ein postnatales Lungenwachstum erfolgt, habe ich hier versucht, auf volumetrischem

Tabelle 1

Luftgehalt und Zustand der Lungen bei den verschiedenen Thoraxstellungen am Lebenden und an der Leiche und die entsprechenden Meßmethoden

a) Maximales Lungenluftvolumen beim Lebenden

Meßmethode	Zusammensetzung des maximalen Lungenluftvolumens	Thoraxstellung
H- bzw. CO ₂ -Mischmethode. Plethysmographisch (Verzár, 1933)	-- Restluft --	maximale Exspirationsstellung
	Vorratsluft	normale Exspirationsstellung
	Atemluft	normale Inspirationsstellung
	Ergänzungsluft	maximale Inspirationsstellung
Spirometrie		Maximales Lungenluftvolumen
		Normalkapazität
		Vitalkapazität

b) Maximales Lungenluftvolumen bei der Leiche

Meßmethode	Lungenzustand	Luftmenge i. d. Lunge	Thoraxstellung
1. Überdruckmessung auf der Grundlage des Boyl-Mariotte-schen Gesetzes	Lungen verbleiben im uneröffneten Thorax	Maximalkapazität	Maximale Inspirationsstellung
2. Füllung der Lungen mit Talg, Fett oder Gelatine und Errechnung des Volumens durch Ermittlung des spezifischen Gewichtes der Füllmasse	Nach Exenteration werden die kollabierten Lungen gefüllt	?	—

c) Anatomisches Lungenvolumen

Meßmethode	Lungenzustand	Luftmenge i. d. Lunge	Thoraxstellung
Wasserverdrängung	a) kollabierte, exenterierte Lungen	Minimalvolumen	—
	b) im Thorax fixierte, nach Fixation exenterierte Lungen	Restluft	Leichenexspirationsstellung

Wege den Zeitpunkt zu bestimmen, bis zu welchem bei der Ratte ein postnatales Lungenwachstum stattfindet. Hierbei ging ich von der Annahme aus, daß man den Zuwachs, den die lufthaltigen Gänge der Lunge von der Geburt an erfahren, dadurch ermitteln könnte, daß man das Volumen der Lungenluft bestimmt. Die quantitative Erfassung der Lungenluft hat aber nur dann einen Sinn, wenn es gelingt, sämtliche zur Untersuchung gelangenden Lungen in der gleichen Atemstellung zu messen, um unterschiedliche Dehnungslagen zu vermeiden. Weiter muß gefordert werden, daß die Lungen bei der Messung physiologischerweise im Brustkorb verbleiben. Zur Bestimmung der Lungenluft verwendete ich die Meßmethode nach Mertz (1936), die den genannten Ansprüchen genügt. Dabei wird das maximale Lungenluftvolumen innerhalb des uneröffneten Thorax gemessen. Der Thorax befindet sich in maximaler Inspirationsstellung, die wahrscheinlich etwas größer ist als beim Lebenden.

Bei der Überprüfung der theoretischen Grundlagen der Mertz-schen Arbeit stellte es sich heraus, daß sie zum Teil falsch oder ungenügend sind. Deshalb habe ich zunächst die theoretischen Grundlagen für die Meßformel ausgearbeitet und daneben die Meßapparatur nach neuen Gesichtspunkten umkonstruiert.

Da es sich gezeigt hat, daß es unmöglich ist, Altersveränderungen und Wachstumsvorgänge mit dem kalendermäßigen Alter in Einklang zu bringen, und da sich außerdem die gebräuchlichsten Laboratoriumstiere je nach ihrer Art und dem Stand der Entwicklung zur Zeit der Geburt verschieden verhalten, ist ein Teil dieser Arbeit der Bestimmung des „physiologischen Alters“ von *Rattus norvegicus* gewidmet, um so zu einem einigermaßen verwertbaren Vergleich mit den Befunden beim Menschen zu kommen.

Zur Bestimmung des physiologischen Alters der Wanderratte waren histologische Untersuchungen der Gonaden sowie allgemein biologische Untersuchungen erforderlich.

Die durch die vorliegenden Untersuchungen gewonnenen Erkenntnisse bilden die Grundlage für spätere histologische Untersuchungen am gleichen Versuchsobjekt. Denn erst die Synthese von klinischen, physiologischen und morphologischen Befunden kann eine endgültige Klärung des gestellten Problems bringen.

B. Eigene Untersuchungen

I. Allgemeine Grundlagen, spezielle Versuchsanordnungen und Methodik

a) Allgemeines

Zur Untersuchung gelangten 180 Berliner Wanderratten (*Rattus norvegicus*). Das Tiermaterial stammt aus einer mehr als zweijährigen eigenen Zucht (bis zur F₄-Generation) sowie aus Wildfängen. Die Tiere erhielten das gleiche Futter und lebten in gleichgroßen Käfigen, die alle in einem Raum mit einer Temperatur von durchschnittlich 20° C untergebracht waren. Sie wurden mit Chloroform getötet, anschließend tracheotomiert und nach Einbindung einer Kanüle in die Trachea zur Volumenbestimmung an die Meßapparatur angeschlossen. Im Anschluß an die Volumenbestimmung wurden die Brustkörbe ungeöffnet herauspräpariert, in Formalin (5%ig, neutral) fixiert, um sie einer späteren histologischen Untersuchung zugänglich zu machen.

Die Angabe des Körpergewichtes erfolgte im allgemeinen nach Abzug des Gewichtes des Magen-Darminhaltes und gelegentlich vorhandener Foeten. Die Körperlänge (body length) der in Rückenlage ausgespannten Tiere wurde von der Nasenspitze über Brustbein und Linea alba bis zur Afteröffnung gemessen und in Millimetern angegeben.

Die Gonaden bestimmter Tiergruppen wurden zur Bestimmung des physiologischen Alters der Tiere histologisch untersucht (Formolfixation, Gefrierschnitte, H.-E.-Färbung).

b) Theoretische Grundlagen der Volumenmessung

Die Volumenbestimmung erfolgte nach der Methode von Mertz, die das Boyle-Mariottesche Gesetz als Grundlage hat. Da

einige grundsätzliche Bemerkungen zu der Aufstellung ihrer Gleichung zu machen sind, gebe ich ihren Gedankengang hier wörtlich wieder:

„Es besteht bei konstanter Temperatur zwischen Volumen (V) und Druck (p) die Beziehung $V \cdot p = C$.

Wenn ich in einem unbekannten, nach außen abgeschlossenen Volumen (V_x) einen bestimmten Druck erzeuge, so muß obige Beziehung gelten:

$$V_x \cdot p_1 = C \text{ (I).}$$

Sobald ich nun zu diesem, unter einem bestimmten Druck stehenden Volumen ein zweites, bekanntes Volumen (V_b) dazuschalte, so muß sich in dem System ein anderer, geringerer Druck (p_2) einstellen, und es muß wieder die Beziehung gelten:

$$(V_x + V_b) \cdot p_2 = C \text{ (II).}$$

Da C in beiden Gleichungen gleich ist, kann ich diese gleichsetzen und komme so zu einer Formel, in der mir nur V_x unbekannt ist.

$$V_x \cdot p_1 = C \text{ (I)}$$

$$(V_x + V_b) \cdot p_2 = C \text{ (II)}$$

$$\boxed{V_x \cdot p_1 = (V_x + V_b) \cdot p_2}$$

$$\frac{V_x}{(V_x + V_b)} = \frac{p_2}{p_1}$$

$$\frac{(V_x + V_b)}{V_x} = \frac{p_1}{p_2}$$

$$\frac{V_x}{V_x} + \frac{V_b}{V_x} = \frac{p_1}{p_2}$$

$$1 + \frac{V_b}{V_x} = \frac{p_1}{p_2}$$

$$\frac{V_b}{V_x} = \frac{p_1}{p_2} - 1$$

$$\boxed{V_x = \frac{V_b}{\frac{p_1}{p_2} - 1}}$$

Die Methode geht also darauf hinaus, daß in dem unbekannten Lungenvolumen ein bestimmter Überdruck erzeugt und dann ein bekanntes Luftvolumen hinzugeschaltet wird, auf das sich der Überdruck entspannen kann. Aus den dabei gemessenen Druckverhältnissen und der Größe des bekannten Luftvolumens wird dann nach der oben abgeleiteten Formel das Lungenvolumen berechnet.“

Man vermißt in der angegebenen Formel die Ansetzung des atmosphärischen Luftdruckes, der ja sowohl in der Lunge als auch in dem Vergleichsvolumen zu Beginn der Messung herrscht. Tatsäch-

lich kann man den atmosphärischen Druck in der Ansetzung der Gleichung fortfallen lassen, was aus der nachstehenden Berechnung ersichtlich ist. Die Gleichung müßte richtiger so heißen:

p_0 = atmosphärischer Druck

p_1 = Überdruck in der Lunge (Vx)

p_2 = ausgeglichener Überdruck in Vx + Vergleichsgefäß Vb

$p_{2'}$ = sei der gesamte Druck in der Lunge Vx, der sich aus dem atmosphärischen Druck p_0 und dem Überdruck p_1 zusammensetzt

$p_{2''}$ = sei der gesamte Druck in Vx und Vb, der sich aus dem atmosphärischen Druck und dem ausgeglichenen Überdruck zusammensetzt.

Also:

$$(p_0 + p_1) \cdot Vx = C \text{ (I)}$$

$$(p_0 + p_2) \cdot (Vx + Vb) = C \text{ (II)}$$

$$(p_0 + p_1) \cdot Vx = (p_0 + p_2) \cdot (Vx + Vb)$$

$$p_0 Vx + p_1 Vx = p_0 Vx + p_2 Vx + p_0 Vb + p_2 Vb$$

$$Vx (p_1 - p_2) = Vb (p_0 + p_2)$$

$$Vx = Vb (p_0 + p_2)$$

$$p_1 - p_2$$

Setzt man nun $p_0 = 0$, was sich dadurch rechtfertigen läßt, daß man ja stets nur Überdrücke mißt und alle Gefäße von vornherein mit Luft vom Druck p_0 gefüllt waren, so erhält man das alte Ergebnis¹:

$$Vx = \frac{Vb}{\frac{p_1}{p_2} - 1}$$

Bei der Einsetzung der gefundenen Meßwerte fiel Mertz ein sehr eigenartiger Befund auf. Es zeigt sich, daß niedrige Anfangsdrücke einen sehr großen Volumenwert ergeben, welcher sich bei Zunahme der Überdrücke rasch verringert, um dann allmählich auf einen konstanten Wert zu kommen (Abb. 2). Gerade das Gegenteil wäre zu erwarten gewesen. Ein Luftballon, der nur mit geringem Druck aufgeblasen wird, kann niemals ein größeres Volumen haben als ein unter starkem Druck maximal aufgeblasener Ballon.

¹ Dieses Ergebnis wird auch bestätigt, wenn ich nach der kinetischen Gastheorie p_0 errechne: $p = \frac{n}{6} \cdot 2mv \cdot v$.

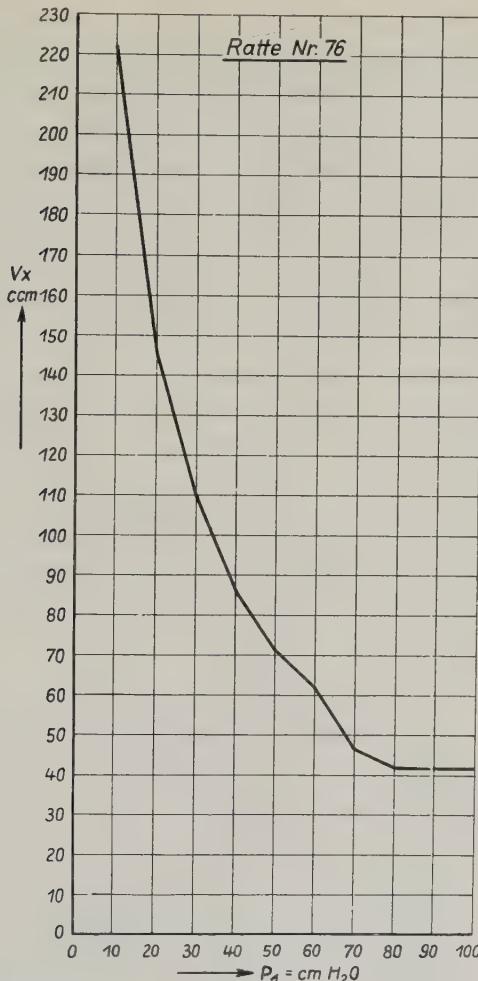


Abb. 2. Normale Meßkurve

Mertz erklärt den Vorgang wörtlich wie folgt:

„Diese Erscheinung wird durch die Elastizität des Objektes begründet. Der Thoraxraum und die Lungen werden durch den Überdruck vom Ruhezustand bis zu ihrer Maximalkapazität gedehnt. Zu dieser Dehnung wird ein gewisser Druck benötigt, der der Messung verlorengeht. Sein Fehlen wirkt sich in der Rechnung durch Vergrößerung des Ergebnisses aus. Da der Druck, der zur Dehnung des Brustkorbes und der Lunge erforderlich ist, stets der gleiche ist, wirkt sich sein Fehlen bei Überdrucken von 10—30 cm H_2O sehr stark aus. Sein Einfluß verringert sich mit steigenden Überdrücken, bis er nicht mehr ins Gewicht fällt und wir ein konstantes Ergebnis erhalten. Die Kurve zeigt uns also die geleistete Spannarbeit auf.“

„Zwei Modellversuche bestätigen diese Überlegung. Zuerst wurde als V_x ein fester Kolben verwendet; die Meßergebnisse lieferten eine Gerade. Dann wurde als V_x ein elastisches Lungenmodell benutzt: in einer Glasflasche mit doppelt durchbohrtem Stopfen war eine Gummiblase aufgehängt und mit Hilfe der zweiten Öffnung wurde in der Flasche außerhalb der Blase ein Unterdruck erzeugt. Die Meßergebnisse lieferten in diesem Fall eine Kurve, die denen der Lunge durchaus entspricht.“

Hierzu ist folgendes zu sagen: Ein Druck kann im physikalischen Sinne niemals verlorengehen. Außerdem mißt man doch den tatsächlichen Druck $p_1 = \text{cm H}_2\text{O}$. Mertz' Begründung ist daher sachlich unrichtig. Somit wäre zu klären, ob sich die abgeleitete Formel

$$V_x = \frac{V_b}{\frac{p_1}{p_2} - 1}$$

überhaupt für ein Objekt wie die Lunge in Ansatz bringen läßt. Für feste, undehnbare Gefäße konnte Mertz den Nachweis der Richtigkeit der Formel erbringen. Auch meine Kontrollversuche bestätigen dies. Wie sieht es nun bei einem dehnbaren Modell aus?

Mertz setzt an:

$$\boxed{V_x \cdot p_1 = (V_x + V_b) \cdot p_2}$$

Voraussetzung hierfür ist, daß $V_x = C$ ist, was jedoch nicht der Fall ist, da die Lungen dehnbar sind.

Somit wäre richtig folgender Ansatz:

$$\boxed{V_x \cdot p_1 = (V_2 + V_b) \cdot p_2}$$

wobei $V_x = V_0 + \Delta V_x$ ist und $\Delta V_x = f \cdot (p_1)$, d. h. ΔV_x ist eine Funktion f , die vom Druck p_1 abhängig ist. Entsprechend gilt für $V_2 = V_0 + \Delta V_2$ und $\Delta V_2 = f \cdot (p_2)$.

V_x = unbekanntes elastisches Lungenvolumen unter Überdruck p_1

V_2 = unbekanntes Lungenvolumen unter entspanntem Überdruck p_2

V_0 = unbekanntes Anfangsvolumen der Lungen unter atmosphärischem Druck p_0

V_b = bekanntes festes Vergleichsvolumen

p_0 = atmosphärischer Druck (fällt weg, s. o.)

p_1 = Anfangsüberdruck

p_2 = entspannter Überdruck

ΔV_x = Vergrößerung des Lungenvolumens von V_0 auf V_x

ΔV_2 = Vergrößerung des Lungenvolumens von V_0 auf V_2

Dies besagt, daß das tatsächliche Lungenvolumen unter den verschiedenen Drucken verschieden ist, und damit entfällt die Voraussetzung für die Mertz'sche Formel, daß nämlich $V_x = C$ ist. Dies wird auch durch den Versuch am Tier selbst bestätigt. Blase ich die Lunge mit einem Überdruck p_1 auf, so erweitert sich der Thorax. Entspanne ich den Überdruck der Lunge auf ein bekanntes Volumen (V_b), so erhalte ich einen niedrigeren Druck p_2 und der Thorax zieht sich sichtbar zusammen. Das ändert sich jedoch, wenn der p_2 -Druck so groß wird, daß er die Lunge und den Thorax maximal gespannt hält, was auch äußerlich dadurch sichtbar wird, daß sich der Thorax nach der Entspannung des Überdruckes nicht mehr zusammenzieht. Jetzt erhalte ich richtige Volumenwerte, da dann nämlich in der von mir abgeleiteten Formel $V_x = V_2$ oder nach Mertz $V_x = C$ ist. Mit anderen Worten, in diesem Bereich verlieren die elastischen Kräfte der Lunge ihren Einfluß auf die Druckveränderung, und die Lunge verhält sich jetzt wie ein unelastisches Gefäß, für das die Formel

$$V_x = \frac{V_b}{\frac{p_1}{p_2} - 1}$$

wieder Gültigkeit besitzt, wie bereits oben erwähnt.

Als Ergebnis dieser Überlegungen kann ich sagen: Die Mertz'sche Formel ist in unserem Falle nur in einem bestimmten Bereich anwendbar, und zwar nur dann, wenn p_2 so groß wird, daß der Thorax und die Lungen durch diesen p_2 -Druck maximal gedehnt bleiben, so daß sich das zu messende Volumen bei den p_1 - und p_2 -Drucken konstant verhält. Dies trifft bei der Ratte im allgemeinen bei p_1 -Überdrücken von 80 bis 110 cm H₂O zu. Es hat keinen Wert, bei p_1 -Drucken über 110 cm Wassersäule zu messen, da dann häufig die Lunge einreißt oder sich durch das Bindegewebe der Schlüsselbeingrube hindurchzwängt.¹

Zur Klärung der Frage, ob sich bei der Lungenluftvolumenmessung die Anzahl der Gasmoleküle verändert, wurden bei einigen Tieren auf- und absteigende vergleichende Meßreihen durchgeführt. Darunter sind Meßreihen zu verstehen, die, mit einem p_1 -Druck = 10 cm Wassersäule beginnend, um jeweils 10 cm Druck gesteigert werden. Anschließend erfolgt bei dem

¹ Bei zu hohen Drucken ändern sich außerdem die isothermischen Verhältnisse. Man erhält adiabatische Temperaturbedingungen, wodurch der Formelansatz falsch wird.

gleichen Vb am gleichen Tier die Messung absteigend, d. h. in umgekehrter Reihenfolge. Hierfür kann es zunächst gleichgültig sein, daß die Formel zur Errechnung des Lungenluftvolumens, wie oben gezeigt, für die Meßbereiche $P_1 = 10 \text{ cm}$ bis $p_1 = 70 \text{ cm H}_2\text{O}$ keine Gültigkeit besitzt. Es sollte durch diese Messungen geprüft werden, ob bei hohen Drucken eine größere Zahl von Gasmolekülen in das Lungengewebe gepreßt und festgehalten wird oder durch dieses diffundiert. Würde ein Teil der Gasmoleküle bei der Messung verlorengehen, müßte die Volumenmessung nach der Mertzschen Formel bei auf- und absteigenden Vergleichsmessungen verschiedene Resultate ergeben. Wie aus Abb. 3 und Tabelle 2 hervorgeht, ist dies nicht der Fall, d. h. es muß die gleiche Menge Gasmoleküle, die in die Lunge eingepumpt wurde, auch wieder herauskommen (kinetische Gastheorie, s. oben).

Tabelle 2
Wertepaare und Werte für Abb. 3

Vb 45 aufsteigend				Vb 45 absteigend			
Skalenteile cm H ₂ O		nach Totraum-		nach Totraum-			
P ₁	P ₂	ccm	abzug	P ₂	ccm	abzug	
15 : 12	= P ₁ 10	Vx = 150	= 147	12	Vx = 150	= 147	
30 : 21	= P ₁ 20	Vx = 112,5	= 109,5	24	Vx = 150	= 147	
46 : 29	= P ₁ 30	Vx = 75	= 72	29	Vx = 75	= 72	
62 : 38	= P ₁ 40	Vx = 75	= 72	39,5	Vx = 75	= 72	
79 : 48	= P ₁ 50	Vx = 75	= 72	48	Vx = 75	= 72	
97 : 54	= P ₁ 60	Vx = 56,3	= 53,3	57	Vx = 64,3	= 61,3	
116 : 60,5	= P ₁ 70	Vx = 50	= 47	61,5	Vx = 50	= 47	
136 : 67	= P ₁ 80	Vx = 45	= 42	67	Vx = 45	= 42	
158 : 74	= P ₁ 90	Vx = 40,9	= 37,9	74,5	Vx = 40,9	= 37,9	
184 : 80,5	= P ₁ 100	Vx = 34,6	= 31,6	80	Vx = 34,6	= 31,6	

Vb 35

15 : 12	= P ₁ 10	Vx = 116,7	= 113,7
30 : 24,5	= P ₁ 20	Vx = 175	= 172
46 : 33,5	= P ₁ 30	Vx = 87,5	= 84,5
62 : 42	= P ₁ 40	Vx = 70	= 67
79 : 52	= P ₁ 50	Vx = 70	= 67
97 : 59	= P ₁ 60	Vx = 58,3	= 55,3
116 : 66,5	= P ₁ 70	Vx = 50	= 47
136 : 73,5	= P ₁ 80	Vx = 38,9	= 35,9
158 : 80	= P ₁ 90	Vx = 35	= 32
184 : 91	= P ₁ 100	Vx = 35	= 32

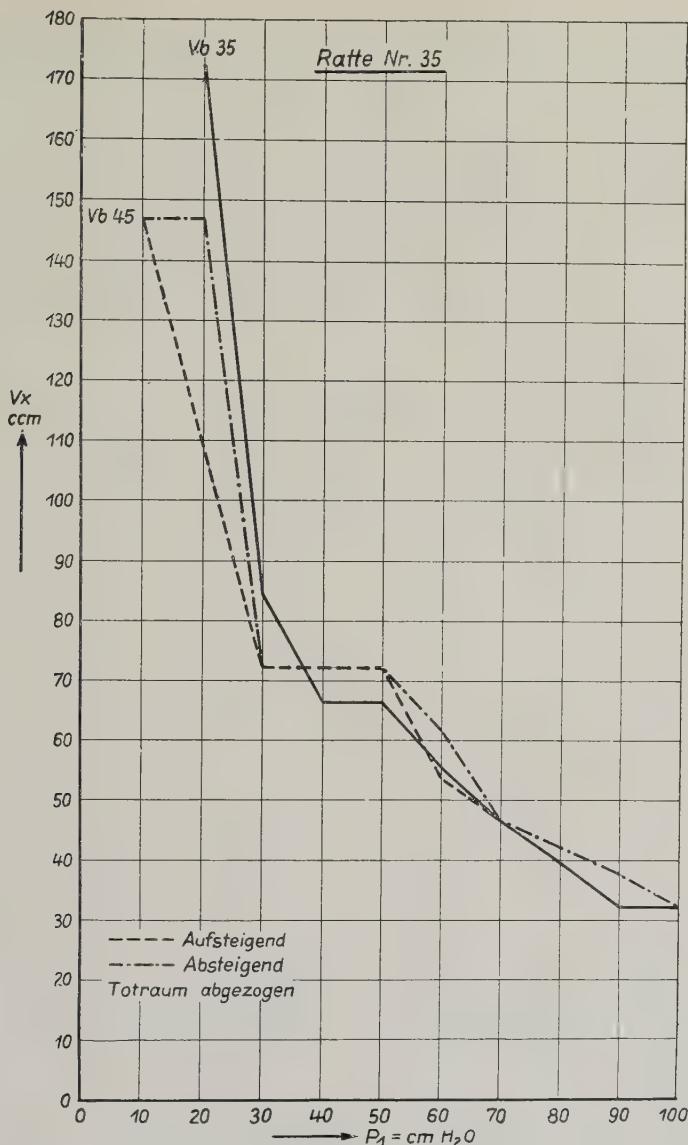


Abb. 3. Meßkurve bei auf- bzw. absteigenden Drucken und bei verschiedenen Vergleichsvolumen

Wie ich bereits oben ausführen konnte, gilt die Mertzsche Formel nur innerhalb eines bestimmten Meßbereiches. Nachdem es sich herausgestellt hatte, daß mit dem Hookschen Elastizitätsgesetz (s. unten) die Elastizität der Lungen nicht erfaßt und damit auch nicht zur Erklärung des oben geschilderten eigenartigen

Kurvenablaufes herangezogen werden kann, versuchte ich auf einem anderen Wege, die die Kurvenumkehr bedingenden Kräfte zu erfassen.

Ich eröffnete den Thorax, resezierte die Rippen und führte anschließend die Volumenmessung an den kollabierten Lungen durch. Jetzt nehmen die Meßkurven den ursprünglich erwarteten Verlauf (Abb. 4). Bei diesen Versuchen dehnen sich die Lungen bis zu einem bestimmten Punkte aus, dann wird die Pleura luftdurchlässig, und schließlich platzt die Lunge. Durch diesen Versuch ist

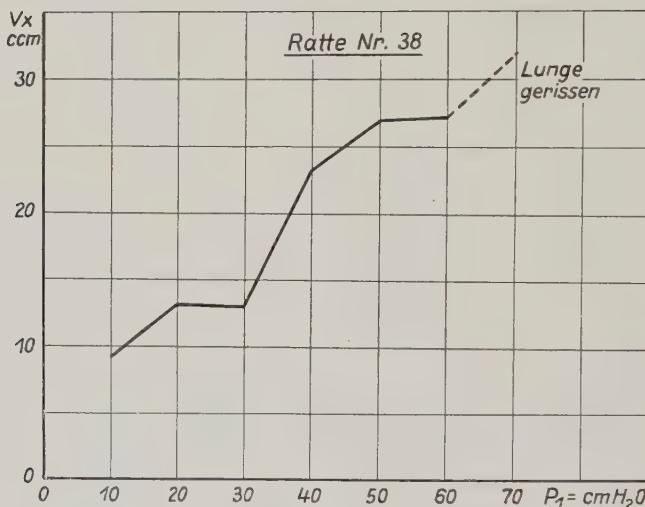


Abb. 4. Kurvenverlauf bei Entfernung der Rippen

der Beweis erbracht, daß die Kräfte, die am Brustkorb ansetzen, die Umkehr der Kurve erzwingen; sie verhindern eine richtige Entspannung, so daß der p_2 -Druck zu groß bleibt und damit auch der V_x -Wert.

Bei diesen Versuchen läßt sich eine wichtige, sich mit morphologischen Befunden deckende Beobachtung machen. Bläst man die Lungen nach Anlegung des Pneumothorax auf, so füllen sich die Lungen bei niedrigen Drucken nicht gleichmäßig mit Luft. Einige Bezirke füllen sich mit Luft, andere bleiben zunächst kollabiert. Dies ist mit der Beobachtung in Einklang zu bringen, daß in der normalen Lunge atelektatische Bezirke vorhanden sind, die physiologisch sind (Verzár und Jeker 1937). Erst bei höheren p_1 -Drucken füllt sich die ganze Lunge mit Luft. Bei Entspannung

wird der ursprünglich völlig kollabierte Zustand mangels lebendiger Regulierungsvorgänge nicht mehr erreicht.

In den angeführten Rechnungen sind die Wasserdampftension und die Tatsache, daß das Boyle-Mariotte'sche Gesetz streng genommen nur für ideale Gase gilt, noch unberücksichtigt geblieben. Die dadurch entstehenden Fehler sind jedoch so gering, daß sie für diese Art von Messungen vernachlässigt werden können. Für das Gelingen der Messung sind annähernd konstante Temperaturbedingungen (normale Zimmertemperatur) die Voraussetzung.

Es liegt nahe, daß sich die Elastizität der Lunge irgendwie in den Drucken p_1 und p_2 bemerkbar macht. Zur Klärung dieser Frage wurde versuchsweise das Hookesche Elastizitätsgesetz ($\delta = \epsilon \cdot E$) in Ansatz gebracht. Es zeigt sich jedoch, daß bei der Lunge sehr komplizierte Verhältnisse vorliegen, die durch das Hookesche Elastizitätsgesetz allein nicht erfaßt werden können.

c) Apparatur und Messung des maximalen Lungenluftvolumens

Die von Mertz verwendete Apparatur mußte in einigen Punkten abgeändert werden. Es stellte sich heraus, daß die Erzeugung des Überdrucks mittels eines Gebläses nicht gleichmäßig genug erfolgen kann, und daß außerdem die Ablesung der Druckwerte mit einem gewöhnlichen Dosenmanometer zu ungenau ist. Das Gebläse wurde durch ein Niveaugefäß (1) und der Manometer durch eine Mareysche Kapsel mit Spiegel (b) ersetzt (Abb. 5 u. 6).

Die Eichung der Mareyschen Kapsel auf Druck (cm H₂O) erfolgt so, daß an Stelle des Vergleichsvolumens (V_b) ein Wasserstandsmanometer (2) an das Verbindungsstück a angeschlossen wird; das Anschlußstück c muß dann luftdicht verschlossen werden. Der Hahn (I) bleibt zunächst geöffnet, damit das ganze System entspannt ist. Der untere Dreiegehahn (II) bleibt in Stellung 1 stehen. Mit Hilfe einer Spaltlampe wird ein Lichtstrahl auf den Spiegel projiziert, der an der Mareyschen Kapsel angebracht ist. Von diesem Spiegel wird das Licht auf eine Meßskala zurückgeworfen. Ist das ganze System nur mit Luft gefüllt, die unter atmosphärischem Druck steht, dann bezeichnet der Lichtzeiger jetzt den Nullpunkt der Skala. Schließt man Hahn I so, daß er die Außenluft absperrt, dann kann man durch Heben des Niveaugefäßes (1) einen am Wasserstandsmanometer (2) ablesbaren Über-

druck erzeugen. Da die Gummimembran der Mareyschen Kapsel durch diesen Überdruck gedeht wird, verkantet sich der Spiegel und verschiebt dadurch den Lichtzeiger auf der Meßskala. Die Eichung dieser Skala erfolgt entsprechend den am Wasserstandsmanometer abgelesenen Druckwerten. Dadurch erhält man wesentlich genauere Meßwerte, als dies mit einem Wasserstands- oder Dosenmanometer (an Stelle der Mareyschen Kapsel) zu erreichen wäre, zumal bei dieser Untersuchung Drucke bis zu 140 cm H₂O angewendet wurden.

Die Messung des Lungenvolumens geschieht wie folgt: Nachdem die Ratte mit der Kanüle an das Anschlußstück c angeschlossen ist, stellt man zunächst die Dreiegehähne I und II so ein, daß sämtliche Wege geöffnet sind (Stellung 1). Dadurch erreicht man, daß sich in dem gesamten System der atmosphärische Druck einstellen kann. Dies ist der Fall, wenn der Lichtzeiger auf der Skala auf Null steht. Jetzt wird der Hahn II in Stellung 2 gebracht, wodurch das Vergleichsvolumen V_b abgeschaltet wird. Anschließend bringt man Hahn I in Stellung 2 und schließt damit die Verbindung zur Außenluft. Durch Hebung des Niveaugefäßes (1) wird dann so lange Luft in die Lunge eingepumpt, bis sich an der Skala der gewünschte Druck p₁ = cm H₂O eingestellt hat. Jetzt dreht man den Hahn II in Stellung 3 und erreicht damit, daß sich der Überdruck p₁ auf das bekannte Vergleichsvolumen V_b entspannen kann. Auf der Skala stellt sich dementsprechend der entspannte niedrigere Druck p₂ = cm H₂O ein. Nach jeder Messung stellt man die Dreiegehähne wieder in die Ausgangsstellung, läßt die Außenluft in das System hineinströmen und kann dann die nächste Messung anschließen.

Da das Vergleichsvolumen bekannt ist, braucht man nur die Werte für p₁ und p₂ abzulesen und errechnet das unbekannte Lungenvolumen V_x aus der Formel

$$V_x = \frac{V_b}{\frac{p_1}{p_2} - 1}$$

Der Totraum der Apparatur muß sehr klein sein. Er setzt sich zusammen aus dem Luftgehalt der Trachea, der Kanüle und des Glasansatzstückes zu V_b, zur Lunge und zur Mareyschen Kapsel sowie dem Hohlraum der Mareyschen Kapsel. Die Berechnung des Totraumes erfolgt nach der gleichen Methode und Formel wie bei der Lungenvolumenbestimmung, nur muß bei der Totraum-

ausmessung das Anschlußstück c luftdicht verschlossen werden. Der maximale Totraum betrug für alle Messungen 3 ccm und wurde von den gefundenen Vx-Werten abgezogen.

Das Vergleichsvolumen soll möglichst im Verhältnis 1:1 zum Lungenvolumen stehen, da sich sonst Ungenauigkeiten einstellen (s. auch Mertz). Die verwendeten Vergleichsvolumina bestehen aus Glasampullen, die bis zum Überlauf geeicht sind. Die

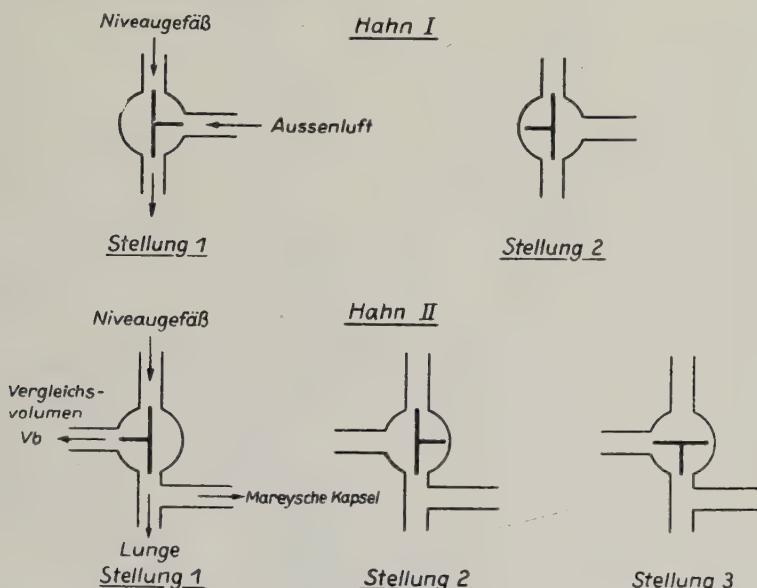


Abb. 5. Stellung der Dreiwegehähne während der Messung

Verbindung zur Apparatur wird durch aufgesetzte Koni erreicht. Bei dem Verhältnis von $V_b : V_x$ wie 1:1 ist zu berücksichtigen, daß der Totraum der Apparatur bei V_b mit einbezogen werden muß. Liegen die Vergleichsvolumina nicht zu entfernt vom richtigen V_x -Wert, so können die Messungen bei $p_1 = 100$ noch den richtigen Wert erreichen. Man kann nach einiger Übung schon aus dem Ablauf der Meßwerte bei steigenden Drucken erkennen, ob das V_b richtig gewählt wurde. Bei falschem V_b streuen die Meßwerte erheblich. Es ist leicht verständlich, daß sich beispielsweise bei einem $V_b = 1000$ und einem $V_x = 1$ der Druckausgleich überhaupt nicht bemerkbar macht; verhalten sich jedoch beide Volumina wie 1:1, so wird hier der Druckausgleich am deutlichsten.

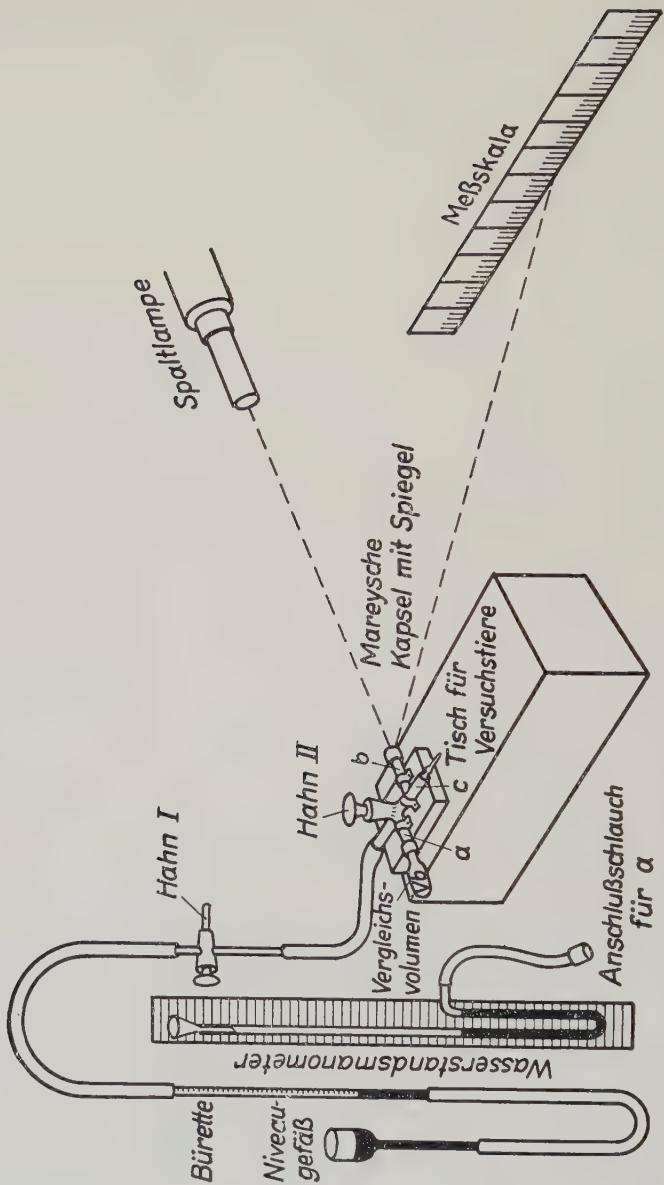


Abb. 6. Meßapparatur (Zeichenerklärung im Text)

Die Gummimembran der Mareyschen Kapsel ist von Zeit zu Zeit nachzuziehen. Zur Abdichtung der Hähne und Anschlußstücke verwendete ich Hochvakuumfett.

II. Befunde zur Feststellung des physiologischen Alters von *Rattus norvegicus*

Die Untersuchungen über das physiologische Alter erwiesen sich als notwendig, da wir, wie schon eingangs erwähnt, bei der Tieruntersuchung postnataler Wachstumsfragen in erster Linie auf Tiermaterial angewiesen sind, welches sich je nach Tierart und Stand der Entwicklung bei der Geburt recht unterschiedlich verhält. Vergleichende Betrachtungen, die sich lediglich auf das kalendermäßige Alter von Tieren beziehen, sind daher zwecklos, besonders dann, wenn es sich um ein zahlenmäßig kleines Untersuchungsgut handelt. Der geringe Wert, der dem kalendermäßigen Alter zukommt, geht auch aus folgendem deutlich hervor. Hat beispielsweise ein Muttertier nur drei Junge zu ernähren, so beobachtet man bei der Aufzucht, daß sich diese Jungtiere schneller entwickeln, d. h. wachsen, als ein Wurf von zehn Jungtieren, die sich entsprechend den ungünstigeren Lebensbedingungen im gleichen Zeitraum wesentlich langsamer entwickeln.

Untersuchungen über das physiologische Alter unserer gebräuchlichsten Laboratoriumstiere sind verhältnismäßig selten. Über diesen Punkt finden sich in der Literatur ganz vereinzelt verstreute Angaben. Soweit ich Literaturangaben über das physiologische Alter bei *Rattus norvegicus* finden konnte, werden diese in den entsprechenden Kapiteln abgehandelt.

a) Embryonalzeit

Diese Zeitspanne ist am einfachsten zu bestimmen. Sie beträgt durchschnittlich 24 Tage. Bei der Geburt haben die Tiere ein Gewicht von 4 bis 5 g und eine Länge von 50 mm. Die Tiere sind nackt, Augen und Ohren sind geschlossen.

Nach Donaldson (1924) beträgt die Embryonalzeit 23,5 bis 25 Tage. Das Geburtsgewicht gibt er für Weibchen mit 4,6 g, für Männchen mit 4,4 g an.

b) Säuglingsperiode

Die Säuglingsperiode beginnt mit dem Tage der Geburt und endet mit dem 30. bis 35. Lebenstag. Die Untersuchungen des Mageninhaltes während dieser Entwicklungsperiode ergaben, daß 85% meiner Tiere nur koagulierte Milch im Magen hatten, die restlichen 15% hatten gemischten Mageninhalt, d. h. koagierte Milch mit Getreidekost (Ratten Nr. 103, 94, 57, 67). Die letzte

genannten Tiere waren nach dem kalendermäßigen Alter schon über 35 Tage alt. Ihrer physiologischen Entwicklung nach sind sie aber noch dem Säuglingsalter zuzurechnen, da sie — mit Ausnahme der Ratte Nr. 94 — auch noch alle anderen Merkmale dieser Periode aufwiesen.

Wie aus der Tabelle 5 zu entnehmen ist, erreichten die Tiere am Ende der Säuglingsperiode eine durchschnittliche Körperlänge von 120 mm und ein durchschnittliches Körpergewicht von 40 g. Mithin hat sich also das Gewicht der Tiere während der Säuglingsperiode verzehnfacht, die Körperlänge hat um etwas mehr als das Doppelte zugenommen.

Zieht man zur Alters- und Gewichtsbestimmung die Normentabelle von Donaldson zu Rate, so ergeben sich die folgenden Daten: Tiere in einem Alter von 30 bis 35 Lebenstagen wiegen 40 g (Männchen) bis 45 g (Weibchen) und haben eine Länge von 114 mm (Männchen) bis 120 mm (Weibchen). Diese Angaben stimmen mit meinem eigenen Untersuchungsgut überein.

In der Literatur wird die Laktationsperiode auch von Donaldson mit 35 Tagen angegeben. Davis (1951) nimmt für diese Zeit maximal 35 Tage, minimal 25 Tage an. Angaben über den Mageninhalt konnte ich nur bei Becker (1950) finden, der diesen Befund anlässlich anderer Untersuchungen als Nebenbefund mitgeteilt hat. Becker fand bei 91 Jungtieren (minimal 87 mm, maximal 145 mm, durchschnittlich 114 mm Kopf-Rumpf-Länge), daß 45 Tiere nur koagulierte Milch im Magen hatten, während bei den restlichen 46 Tieren Milch und Pflanzenkost bzw. Milch und Getreide gemischt im Magen vorkamen. Vergleicht man seine Ergebnisse mit den Daten der Normentabelle, so kommt man zu den gleichen Resultaten, die ich bei meinem verhältnismäßig kleinen Untersuchungsgut erheben konnte.

Während über die Zahnung bei weißen Ratten zahlreiche Untersuchungen vorliegen (Schouard Massler 1949), konnte ich eine ähnliche Angabe über *Rattus norvegicus* nur bei Davis finden. Für die weiße Ratte gilt das folgende Zahnungsschema:

Schneidezahndurchbruch	8.—10. Tag
1. Molardurchbruch	19. „
2. Molardurchbruch	21. „
3. Molardurchbruch	35. „
3. Molardurchbruch (<i>Rattus norvegicus</i>) (Davis)	35. „ (64 g)

Funktionelle Occlusion:

Schneidezahn	16. Tag
1. Molar	25. „
3. Molar	40. „
Schneidezahnpigmentierung	28.—30. Tag

Meine eigenen Untersuchungen bei *Rattus norvegicus* stimmen insofern mit dem Zahnungsschema für die weiße Ratte überein, als bei den von mir untersuchten Tieren Schneidezähne und Molaren bis zum 39. Tag durchgebrochen waren. Abweichend von Davis lag das Körpergewicht meiner Tiere niedriger, bei durchschnittlich 45 g. Die funktionelle Occlusion konnte ich an meinem Tiermaterial nicht nachprüfen. Pigmentierung der Schneidezähne tritt bei der Wanderratte, soweit sich aus der geringen Zahl der Tiere Schlüsse ziehen lassen, schon zwischen der dritten und vierten Lebenswoche auf. Zusammenfassend ergibt sich aus diesen Befunden über die Zahnung, daß alle Zähne am Ende der Säuglingsperiode durchgebrochen und wahrscheinlich auch voll funktionstüchtig sind.

Das Haarkleid der Ratten ist ein weiteres Kriterium der Säuglingsperiode. Folgende Daten entnehme ich den Haarwechselstudien von Becker (1952). Der erste Haarflaum zeigt sich deutlich nach dem 5. Lebenstag (erstes Haarkleid = Nestlingskleid). Fünf Wochen alte Tiere zeigen noch keinerlei Anzeichen einer Mauser. Erst im Alter von 42 Tagen (120 bis 140 mm Kopf-Rumpf-Länge) ist die Bauchseite vollständig mit dem zweiten Haarkleid besetzt. Man geht wohl nicht fehl, wenn man den Beginn der ersten Mauser mit dem Ende der Säuglingsperiode gleichsetzt.

c) Jugendzeit

Die Jugendzeit umfaßt eine Zeitspanne von 4 bis 5 Wochen. Am Ende dieser Periode haben die Tiere ein absolutes Alter von 11 bis 12 Lebenswochen. Entsprechend der Alterseinteilung für den Menschen (Aschoff 1938) sind in der Jugendzeit der Ratte Kindheit und Knaben- bzw. Mädchenzeit des Menschen zusammengefaßt. Folgende Ereignisse fallen in diese Entwicklungsperiode.

Zu Beginn der Jugendzeit hatten meine Ratten gemischte Kost (koagulierte Milch und Getreide), gegen Ende dieser Periode nur noch reine Getreidekost im Magen. Dies besagt, daß die Tiere während der Jugendzeit langsam selbstständig werden und sich etwa von der 6. Lebenswoche ab vom Muttertier entwöhnen.

Während der Jugendzeit werden die Ratten geschlechtsreif. Um diesen Zeitpunkt genauer zu bestimmen, untersuchte ich die Keimdrüsen der Tiere auf histologisch nachweisbare, die Spermio- bzw. Oogenese betreffende Veränderungen. Der eigentliche histologische Bau der Gonaden darf als bekannt vorausgesetzt werden. Bei den **Ovarien** fanden sich die ersten Gelbkörper bei Tieren, die ein Körperegewicht (nach Kotabzug) von mehr als 56 g und eine Körperlänge von wenigstens 140 mm hatten. Eine Ausnahme hiervon machte die Ratte Nr. 17. Beim Auftreten der ersten Gelbkörper standen die Tiere in der 7. bis 8. Lebenswoche; entsprechend lag auch der Termin der **Menarche**. Während der 7. bis 8. Lebenswoche waren jederzeit mehrere Follikel ein und desselben Reifezustandes vorhanden. Immer fand man wenigstens zwei Gelbkörper.

Bei den **Hoden** traten die ersten Spermatocyten und vereinzelte Hohlraumbildungen in den Hodenkanälchen etwa in der 7. Lebenswoche auf. Reifeteilungen und alle Zwischenstufen bis zu fertig ausgebildeten Samenfäden fand ich bei allen Tieren, die in der 9. bis 10. Lebenswoche standen. Offenbar tritt also die Geschlechtsreife bei den Weibchen eher ein als bei den Männchen.

Obwohl die Gonaden nach den histologischen Befunden etwa von der 8. Lebenswoche (Weibchen) bis 10. Lebenswoche (Männchen) ab als geschlechtsreif zu bezeichnen sind, setzt die Geschlechtstätigkeit erst später ein. Ein Kriterium hierfür bietet der prozentuale Anteil von Tieren mit perforierter **Vagina** gegenüber den Tieren, bei denen die Vagina noch verschlossen ist. Das in der Tabelle 4 enthaltene eigene Untersuchungsmaterial ist durch ein erheblich größeres Tiermaterial (**Becker**) ergänzt worden. Aus der Abb. 7 erkennt man, daß erst 50 % der weiblichen Tiere, die eine Länge von 164 mm hatten, eine perforierte Vagina aufwiesen. Nach den Untersuchungen von **Davis** ist die Vagina bei 50 % der Weibchen mit einem Gewicht von 102 g perforiert. Beide Daten, die von **Becker** und **Davis**, fallen in den Beginn der Reifungsperiode.

Über das Ende der Jugendzeit gibt uns auch das Haarkleid der Ratten Auskunft. Ist das Erstlingshaarkleid vollständig ausgebildet, setzt die erste Mauser ein. Nach Beendigung der 1. Mauser haben die Tiere ihr zweites Haarkleid, das 2. Jugendkleid (**Becker** 1952). **Becker** fand, daß die Tiere zu diesem Zeitpunkt eine Größe von 160 bis 180 mm Länge, ein Körperegewicht von durchschnittlich

110 g haben und in einem absoluten Alter von 11 bis 12 Wochen stehen.

Längen-, Gewichts- und Altersangaben der Jugendzeit wurden wiederum mit der Normentabelle verglichen, um zu Durchschnittswerten zu gelangen. Diese sind in der Tabelle 3 zu entnehmen.

Das Geburtsgewicht hat sich bis zum Ende der Jugendzeit durchschnittlich verzwanzigfacht. Die Körperlänge hat um mehr als das Dreifache zugenommen. Gegen Ende der Jugendzeit ist das Gewicht der Männchen gegenüber dem der Weibchen angestiegen, während in der Säuglingsperiode und zu Beginn der Jugendzeit das Gewicht der Weibchen größer als das der Männchen ist.

d) Reifungsperiode

Als Reifungsperiode möchte ich die Zeit bezeichnen, die zwischen der Jugendzeit und der Höhe des Lebens liegt. Sie umfaßt eine Zeitspanne von 73 bis 83 Lebenstagen und ist durch die Ausdifferenzierung der Tiere bis zum reifen, d. h. auf der Höhe des Lebens stehenden Organismus gekennzeichnet. Am Ende der Reifungsperiode hat mein Tiermaterial ein Körpergewicht zwischen 140 g (Weibchen) und 167 g (Männchen) und eine Körperlänge zwischen 180 mm (Weibchen) und 210 mm (Männchen).

Charakteristische Vorgänge, wie wir sie bei den vorausgegangenen Entwicklungsstufen beobachten konnten, fehlen eigentlich während der Reifungsperiode. Treten sie auf, dann ist damit der Beginn der Höhe des Lebens gekennzeichnet.

Es läßt sich in diesem Zeitraum nur eine Beobachtung machen, der Beginn der zweiten Mauser. Nach ihrer Beendigung haben die Tiere ihr drittes, farbenprächtigstes Haarkleid, nach Becker ihr Hochzeitskleid, angelegt. Die Paarungstracht erscheint bei Wanderratten nur einmal im Leben.

Bei dem Vergleich mit der Normentabelle ergeben sich die in Tabelle 3 wiedergegebenen Daten. Sie lassen erkennen, daß Gewichtszunahme und Längenzuwachs nicht mehr in der gleichen Größenordnung erfolgen wie in den davorliegenden Perioden.

e) Höhe des Lebens

Die Höhe des Lebens ist vor allem durch die Fortpflanzungstätigkeit der Tiere gekennzeichnet. Die Vagina von Weibchen, die eine Länge von 200 mm erreicht haben, ist in 100 % der Fälle perforiert (vgl. Abb. 7 und Tabelle 4).

Becker (1952) schreibt hierüber: „Zwar weisen 90 % der Berliner Wanderratten schon bei einer Länge von 185 mm eine perforierte Vagina auf und sind damit als geschlechtsreif zu bezeichnen, doch setzt das Fortpflanzungsgeschäft erst bei einer Länge von 200 mm in verstärktem Maße ein.“

Davis findet diesen Zustand bei seinem Tiermaterial bei Weibchen mit einer Körperlänge von über 190 mm und einem Gewicht von mehr als 124 g (?).

Dem Hochzeitskleid zu Beginn der Höhe des Lebens folgen weitere Mauserungen. Sie geben uns jetzt keinen Anhalt mehr für das physiologische Alter der Tiere. Je älter die Tiere werden, desto schwieriger wird es, charakteristische physiologische Entwicklungsvorgänge zu finden und durchschnittliche Maßzahlen zu geben. Wie wir der Normentabelle von Donaldson entnehmen können, treten bei Größenordnungen von 200 mm Kopf-Rumpf-Länge schon recht beträchtliche Schwankungen zwischen den minimalen und maximalen Gewichtswerten auf (über 200 g Differenz). Mangels anderer Vergleichsmöglichkeiten müssen wir uns jedoch an die Normentabelle halten. Erreichen die Tiere ein Alter von 18 Lebensmonaten, dann stellen sie die Fortpflanzungstätigkeit ein, obwohl die histologische Untersuchung zu diesem Zeitpunkt vollständig normale Gonaden zeigte. Die Einstellung der Fortpflanzungstätigkeit zu diesem Termin ist eine von allen Züchtern immer wieder bestätigte Beobachtung. Demnach muß die Höhe des Lebens mit dem 18. Lebensmonat enden.

Donaldson gibt für 547 Tage alte Tiere eine durchschnittliche Länge von 243 mm (Männchen) und 223 mm (Weibchen) an, für das Gewicht 345 g (Männchen) und 262 g (Weibchen). Diese Angaben habe ich bei der Begrenzung des Zeitraumes für die Höhe des Lebens meinem Tiermaterial zugrunde gelegt.

f) Reifes Alter

Das Reife Alter beginnt mit dem 18. Lebensmonat der Ratte. Nach diesem Zeitpunkt vermehren sich die Tiere nicht mehr. Donaldson gibt für den Eintritt der Menopause einen Termin von 18 bis 20 Monaten an und vergleicht diesen mit dem 38. bis 45. Lebensjahr beim Menschen. Für die vorliegende Arbeit ist es von Interesse zu ermitteln, wie lange das Reife Alter dauert und wann mit dem Beginn des Greisenalters zu rechnen ist. Da uns rein äußerliche Merkmale für diese Periode fehlen, untersuchte ich wiederum histologisch die Gonaden der Tiere, die mit Sicher-

heit im Reifen Alter standen. Es handelt sich um die Ratten Nr. 181, 74 (beide weiblich) und 180, 77, 100 (männlich). Die Weibchen hatten ein absolutes Alter von 551 und 719 Tagen. Sie lebten mit Männchen zusammen, die voll geschlechtsreif waren. Trotzdem hatten sie seit Monaten keinen Wurf mehr. Um so erstaunlicher war dafür der histologische Befund der Ovarien. Diese unterschieden sich in ihrem Feinbau nur unwesentlich von dem der geschlechtsreifen Tiere. Es fanden sich Follikel aller Reifungsstufen und zahlreiche Gelbkörper. Die Zahl der atretischen Follikel war etwa die gleiche wie bei den normalen Rattenovarien. Bei der Ratte Nr. 181 hatte man den Eindruck, als ob sich das Bindegewebe des Ovars vermehrt hätte, wodurch die Rindenzone schmäler erschien. Da mein eigenes Tiermaterial nur zwei Weibchen aufweist, die im Reifen Alter stehen, habe ich noch zusätzlich Rattenovarien von 16 Tieren histologisch untersucht, die mit Schlagbügelfallen gefangen worden waren (Tiermaterial von Becker, Alter unbekannt). Ich wählte dabei Tiere aus, die, entsprechend der physiologischen Alterseinteilung, nach Länge und Gewicht dem Ende der Höhe des Lebens bzw. dem Reifen Alter zuzuordnen sind (250 bis 390 g Gewicht nach Kotabzug, 208 bis 245 mm Länge). Die Ergebnisse decken sich vollständig mit den Befunden meines eigenen Untersuchungsmaterials.

Die Hoden der Männchen zeigten durchweg noch eine normale Spermiogenese. In den Nebenhoden aller Tiere fanden sich reichlich reife Spermien. Bei keinem Tier fand sich ein Anhalt für eine senile Involution der Hoden. Der einzige auffällige Befund waren die makroskopisch sehr klein erscheinenden Hoden der Ratte Nr. 180 (719 Tage alt). Die Zahl der Tiere ist zwar sehr gering, um daraus allgemeingültige Schlüsse ziehen zu können, die erhobenen Befunde zeigen aber doch deutlich, daß die Ratte — entgegen der bisher üblichen Ansicht — mit zwei Jahren durchaus nicht immer als senil anzusprechen ist. Dies spricht für die Ansicht der Autoren, die eine dreijährige Lebenserwartung bei Wanderratten für normal halten.

Zusammenfassend muß also gesagt werden, daß mit unseren bisherigen Kenntnissen von der Wanderratte die Zeitspanne, die das Reife Alter umfaßt, nicht genau abgegrenzt werden kann.

Eine Möglichkeit, das Reife Alter gegen das Greisenalter abzugrenzen, bietet vielleicht der Vaginalausstrich. Leider stand mir hierfür ein entsprechendes Material nicht zur Verfügung.

Es wäre zu erwarten, daß die zyklischen Scheidenveränderungen mit dem Beginn des Reifen Alters unregelmäßig werden, um dann zu Beginn des Greisenalters vollständig auszufallen. Die Untersuchungen Steinachs und seiner Mitarbeiter (1925, 1928), die sich auf Vaginalausstriche stützen, sind zu vergleichenden Betrachtungen ungeeignet, da Steinach keine Gewichts-, Längen- und Altersangaben gemacht hat. Auch ist seinen Arbeiten nicht zu entnehmen, welche Tierrassen er verwendete. Umfangreiche Untersuchungen sind noch erforderlich, um diesen Punkt, auch für den Übergang in die Geschlechtsreife, zu klären.

g) Greisenalter

Entsprechend den Ausführungen über das Reife Alter sind mit Sicherheit nur solche Tiere hier einzureihen, deren Gonaden, histologisch betrachtet, vergreist sind. Als unsichere äußere Zeichen des Greisenalters kann man die Veränderungen des Haarkleides verwerten. Das Fell wird struppig und lückenhaft, seine Farbtonung wechselt zwischen einem verwaschenen helleren Braun über Dunkelgrau bis Hellgrau und Weiß (Bauchseite). Vergreiste Tiere sind im Vergleich zu anderen wesentlich inaktiver.

Brody und Ragsdale (1922) unternahmen den Versuch, das äquivalente Alter von Tier und Mensch dadurch zu erfassen, daß sie den Gewichtszuwachs innerhalb zweier Tage von der Geburt an vergleichend registrierten. Sie fanden, daß bei allen untersuchten Individuen das Wachstum in drei Perioden mit entsprechenden Maxima zerfällt. Die Zeitpunkte, an denen diese Maxima bei den verschiedensten Tierarten auftreten, sollen das äquivalente Alter der Tiere darstellen. Für die Albinoratte errechneten die Autoren auf der Grundlage der Donaldson'schen Normentabelle, daß die Albinoratte ein 1. Maximum am 30. Lebenstag, ein 2. am 64. Lebenstag und ein 3. am 86. Lebenstag hat. Sie verglichen diese Maxima mit denen des Menschen und kamen zu dem Schluß, daß eine Albinoratte im Alter von 64 Lebenstagen physiologischerweise ebenso alt ist wie ein Mensch von 14 Lebensjahren. Dieser Termin entspricht etwa dem Ende der Jugendzeit bei der Wildratte, wenn man berücksichtigt, daß sich die Wildratte gegenüber der Albinoratte etwas langsamer entwickelt. Brody und Ragsdale haben weiter versucht, aus dem Gewichtszuwachs innerhalb eines bestimmten Intervalls auf die Lebensdauer der Tiere zu schließen. Eine Kritik an diesen Be-

funden ist leider nicht möglich, da die genannten Autoren keine Angaben darüber gemacht haben, wie ihre Werte entstanden sind.

Ergebnisse

Faßt man die Ergebnisse der Untersuchungen über das physiologische Alter der Ratte zusammen und vergleicht diese mit den Resultaten von Aschoff (1938) beim Menschen, so ergibt sich folgendes:

Am Ende der Säuglingsperiode hat die Ratte ein absolutes Alter von 1 Monat, der Mensch ein solches von 7 Monaten. Die Jugendzeit ist bei der Ratte mit dem 3. Lebensmonat beendet, die des Menschen mit dem 14. Lebensjahr. Hierzu ist zu bemerken, daß sich die Jugendzeit des Menschen zusammensetzt aus der Kindheit (bis 7. Lebensjahr) und aus der Knaben- bzw. Mädchenzeit (bis 14. Lebensjahr). Da die Jugendzeit bei der Ratte insgesamt sehr kurz ist, habe ich aus Zweckmäßigkeitssgründen die Einteilung des Menschen für diese Periode nicht übernommen. Es folgt die Reifungsperiode, welche bei der Ratte mit dem 5. Lebensmonat, beim Menschen mit dem 25. Lebensjahr endet. Nach Abschluß der Höhe des Lebens sind die Ratten 18 Lebensmonate alt, der Mensch 45 Lebensjahre. Nimmt man eine dreijährige Lebenserwartung bei der Ratte als normal an, dann entsprechen diese 85 Lebensjahren beim Menschen.

Donaldson und Zinsseer (1949) schreiben ganz allgemein, daß 1 Lebenstag der Ratte gleich 30 Lebenstagen beim Menschen ist. Wie aus meinen Untersuchungen einwandfrei hervorgeht, kann man das nicht so ohne weiteres verallgemeinern. Ratte und Mensch verhalten sich während der einzelnen Entwicklungsperioden wie folgt zueinander.

	Ratte	Mensch
Säuglingsperiode	1 Tag	= 7 Tage
Jugendzeit	1 „	= 80 „
Reifungsperiode	1 „	= 66 „
Höhe des Lebens	1 „	= 18 „
Reifes Alter	}	= 27 „
Greisenalter		

Selbstverständlich sind diese Zahlenwerte als Durchschnittswerte aufzufassen, und ebenso selbsverständlich ist, daß sich das Ganze als ein fließendes Geschehen abspielt. Errechnet man den

Mittelwert dieser Zahlen für die Entwicklung des ganzen Lebens, dann kommt man zu einem Verhältnis von 1 : 32, was in sehr guter Übereinstimmung mit den Angaben von Donaldson und Zinsser steht.

Tabelle 3
Das physiologische Alter der Ratte
(*Rattus norvegicus*)

Lebensabschnitt	Geschlecht	Länge mm	Gewicht g
Geburt	männl.	50	4,4
	weibl.	50	4,6
Säuglingsperiode vom Tage der Geburt bis zum 30.—35. Lebenstage	männl.	114	40
	weibl.	120	45
Jugendzeit vom 36. bis zum 77.—84. Lebenstage	männl.	170	109
	weibl.	160	95
Reifungsperiode vom 85. bis zum 150.—160. Lebenstage	männl.	200	180
	weibl.	190	145
Höhe des Lebens vom 5.—18. Lebensmonat	männl.	243	345
	weibl.	223	262
Reifes Alter ab 18. Lebensmonat	männl.		
	weibl.		
Greisenalter	männl.		unbekannt
	weibl.		

Tabelle 4
Untersuchungen über Länge, Gewicht und Vagina
bei weiblichen Tieren

Ratte Nr.	Länge mm	Gewicht g	Vagina
9	50	6	geschlossen
59	90	21	„
68	100	26	„
70	105	28	„
103	106	21	„

Tabelle 4 (Fortsetzung)

Ratte Nr.	Länge mm	Gewicht g	Vagina
20	110	35	geschlossen
57	120	36	"
17	120	46	offen
71	135	56	"
72	140	52	geschlossen
50	140	65	"
54	150	64	"
63	150	67	"
11	150	79	"
90	155	57	"
79	155	64	"
159	155	65	"
119	155	75	"
165	155	76	"
162	158	72	"
158	160	71	"
174	160	73	"
169	160	82	offen
118	162	79	"
98	165	81	geschlossen
166	165	82	"
173	165	87	offen
28	165	98	"
176	170	90	"
49	170	113	geschlossen
62	170	120	offen
146	172	98	"
108	175	95	"
144	175	104	geschlossen
85	175	115	offen
145	180	87	geschlossen
129	180	99	"
106	180	109	offen
33	180	115	"
102	180	118	"
47	180	138	"
43	180	140	offen
128	185	103	"
84	185	108	"
111	190	118	geschlossen
104	190	121	offen
61	190	145	"
110	200	121	"

III. Volumenmeßwerte

Entsprechend der physiologischen Alterseinteilung bei der Ratte ergeben sich für die einzelnen Entwicklungsstufen folgende Werte für das maximale Lungenluftvolumen:

am Tage der Geburt	1,5 ccm
„ Ende der Säuglingsperiode	11,0 ccm
„ „ „ Jugendzeit	20,6 ccm
„ „ „ Reifungsperiode	35,0 ccm
„ „ „ Höhe des Lebens	62,0 ccm (Männchen)
„ „ „ „ „ „ „	50,0 ccm (Weibchen).

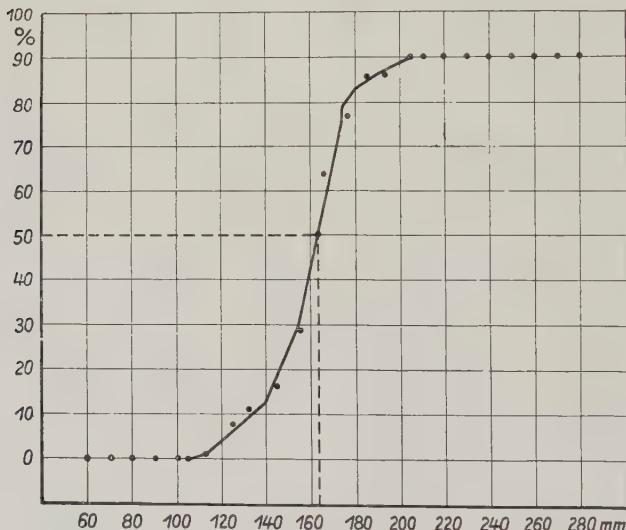


Abb. 7. Körperlänge und prozentualer Anteil von Tieren mit perforierter Vagina

Betrachtet man den Zuwachs, den das maximale Lungenluftvolumen von der Geburt an erfährt, so ergibt sich eine Vermehrung am Ende:

der Säuglingsperiode	um das	7,3fache
„ Jugendzeit	„ „	13,7 „
„ Reifungsperiode	„ „	23,3 „
„ Höhe des Lebens	„ „	41,3 „ (Männchen)
“ “ “ ”	„ „	33,3 „ (Weibchen).

Die Vermehrung des maximalen Lungenluftvolumens von der Geburt bis zum Ende der Höhe des Lebens um das 41- bzw. 33fache kann unmöglich allein durch Dehnung zustandekommen. Das heißt, daß bis zu einem bestimmten Zeitpunkt ein echtes Lungenwachstum erfolgt, was mit einer Vermehrung der luftführenden

Wege in der Lunge verbunden sein muß. Der Vergleich des Zuwachses des maximalen Lungenluftvolumens während der einzelnen Entwicklungsperioden ergibt folgendes:

Das maximale Lungenluftvolumen vermehrt sich:

in der Säuglingsperiode um das 7,3fache						
„ „ Jugendzeit	„ „	1,9	„			
„ „ Reifungsperiode	„ „	1,7	„			
„ „ Höhe des Lebens	„ „	1,8	„	(Männchen)		
„ „ „ „ „ „	„ „	1,5	„	(Weibchen).		

In der Säuglingsperiode erfährt also das Lungenluftvolumen einen erheblichen Zuwachs, während es sich in den darauffolgenden Perioden immer nur um den durchschnittlichen Faktor 1,8 vermehrt. Eine Ausnahme hiervon machen lediglich die Weibchen in der Höhe des Lebens. Der ganze Befund spricht mit einer großen Wahrscheinlichkeit dafür, daß in der Säuglingsperiode die Hyperplasie des Lungengewebes im Vordergrund steht, während der Zuwachs in den anderen Perioden vorwiegend durch Hypertrophie, d. h. Dehnung der lufthaltigen Räume, erfolgen dürfte.

Diese Feststellung bliebe unvollständig, wenn man nicht das Körperwachstum der Tiere mit berücksichtigen würde. Aus diesem Grunde habe ich die gefundenen Volumenmeßwerte zu Körpergewicht, Körperlänge und kalendermäßigem Alter in Beziehung gesetzt. Bei einer tabellarischen Ordnung der gefundenen Werte (Tabelle 5) erkennt man eine klare Beziehung zwischen dem maximalen Lungenluftvolumen und dem Körpergewicht. Mit steigendem Körpergewicht nimmt auch das maximale Lungenluftvolumen zu (Abb. 8).

Trägt man das kalendermäßige Alter der Ratten auf der Abszisse, die Maximalkapazität auf der Ordinate ein, so zeigt sich zwar ganz allgemein die Tendenz einer Zunahme des maximalen Lungenluftvolumens mit steigendem Alter, es ergibt sich aber eine derart unregelmäßige Kurve, daß eine enge Beziehung zwischen kalendermäßigem Alter und Maximalkapazität auszuschließen ist. Das gleiche gilt für die Beziehung Körperlänge/Maximalkapazität.

Um eine Aussage über die gefundene Abhängigkeit der Maximalkapazität vom Körpergewicht machen zu können, ist es erforderlich, das gesamte Untersuchungsmaterial auf eine einheitliche Basis zu bringen. Dies geschieht, indem man den Wert des maximalen Lungenluftvolumens auf das Körpergewicht = 100 be-

zieht (einfache Dreisatzrechnung). Durch diese Berechnung wird das Ganze zunächst etwas unübersichtlich. Es ergeben sich jedoch andere Verhältnisse, sobald man das Zahlenmaterial einmal nach den von mir definierten Altersperioden und dann nach Geschlechtern ordnet (Tabelle 5). Es fällt auf, daß — entsprechend dem physiologischen Alter — die Werte für das Verhältnis Körpergewicht/Maximalkapazität mit zunehmendem Alter immer kleiner werden. Bemerkenswert ist das besondere Verhalten während der Jugendzeit. Diese unterteilt sich nämlich deutlich in zwei scharf voneinander zu trennende Abschnitte. Die Tiere haben zu diesem Zeitpunkt ein absolutes Alter von 50 Lebenstagen erreicht und wiegen durchschnittlich 65 g bei einer Körperlänge von 140 mm. Dieser Zeitpunkt entspricht dem Ende des ersten Drittels der Jugendzeit. Während des ersten Drittels der Jugendzeit liegen die Verhältniszahlen Körpergewicht/Maximalkapazität wesentlich höher als in den letzten zwei Dritteln. In der Abb. 9 sind diese Verhältnisse berücksichtigt worden.

Durch die Verhältniszahl Maximalkapazität/Körpergewicht ist mein Material so vereinheitlicht worden, daß es jetzt auch möglich ist, für die einzelnen physiologischen Altersperioden arithmetische Mittelwerte zu errechnen (Tabelle 6).

Tabelle 6
Arithmetische Mittelwerte
des maximalen Lungenluftvolumens
bezogen auf das Körpergewicht = 100

	insgesamt	männlich	weiblich
Säuglingsperiode	27,6	25,8	30,9
Jugendzeit	a) 27,3 b) 22,6	27,5	27,1
		24,9	22,7
Reifungsperiode	20,5	18,7	21,2
Höhe des Lebens	19,5	18,7	20,3
Reifes Alter	18,1	16,3	(20,8)

Auf die Berechnung des mittleren Fehlers ε (M) (Ritala 1933) wurde verzichtet, da m. E. die jeweilige Fallzahl (n) für die einzelnen Rubriken nicht groß genug ist, um eine solche Errechnung zu rechtfertigen. Die Prüfung auf die statistische Signifikanz $3 \cdot \varepsilon(M)$ der gefundenen Mittelwerte ist aus den gleichen Gründen problematisch. Der Beweis für die Richtigkeit der erhobenen Be-

funde geht aber daraus hervor, daß sich bei allen Untersuchungsreihen immer wieder die gleichen Beobachtungen machen lassen, was als Beweis der Wiederholung bewertet werden kann. Entsprechend den Angaben Ritalas habe ich mich bei der Wiedergabe von Dezimalstellen auf das unbedingt notwendige Maß beschränkt.

Aus den gesamten Berechnungen dieser Art ergibt sich, daß die Zunahme des maximalen Lungenluftvolumens im Verhältnis zur Körpergewichtszunahme während der Säuglingsperiode und im ersten Drittel der Jugendzeit am stärksten ist. In den beiden letzten Dritteln der Jugendzeit nimmt das maximale Lungenluftvolumen im Verhältnis zum Körpergewicht deutlich ab, um während der Reifungsperiode und der Höhe des Lebens einen Durchschnittswert zu erreichen. Im Reifen Alter sinkt der Wert des maximalen Lungenluftvolumens unter diesen Durchschnittswert (Abb. 9 und Tabelle 6).

Vergleicht man die Meßergebnisse von Männchen und Weibchen miteinander, so findet man, daß die Maximalkapazität bei den Weibchen durchschnittlich etwas größer ist als bei den Männchen. Die Trennung der Jugendzeit in zwei Abschnitte bleibt bei beiden Geschlechtern erhalten (Abb. 9 und Tabelle 6). Möglicherweise erklärt sich durch diesen Befund die eingangs beschriebene Beobachtung, daß sich das maximale Lungenluftvolumen bei den Weibchen in der Höhe des Lebens nur um das 1,5fache vermehrt. Da die Maximalkapazität der Weibchen augenscheinlich etwas größer ist als die der Männchen, würde die Vergrößerung der Maximalkapazität um das 1,5fache genügen, um die Sauerstoffversorgung für den Gesamtorganismus sicherzustellen, zumal die Weibchen in dieser Periode sowieso im Gewicht erheblich hinter dem der Männchen zurückstehen.

Die vergleichenden Betrachtungen mit dem Körperwachstum haben gezeigt, daß die Jugendzeit in sich nicht einheitlich ist, sondern in einen Abschnitt mit stärkerer Zunahme und in einen mit geringerer Zunahme der Maximalkapazität zu unterteilen ist. In bezug auf das Wachstum der Lunge heißt das, daß bei der Ratte mit einem echten Lungenwachstum (Hyperplasie) über die Säuglingsperioden hinaus bis zum 50. Lebenstag zu rechnen ist. Dies entspricht einem Lebensalter von $3\frac{1}{2}$ Jahren beim Menschen (s. physiologische Alterseinteilung). Nach diesem Zeitpunkt möchte die Zunahme der Maximalkapazität nach dem oben Gesagten nur noch

durch Dehnung der lufthaltigen Gänge der Lunge (Hypertrophie) erfolgen.

Trifft diese Feststellung zu, dann könnte man erwarten, daß sich der Durchmesser der Alveolen während der Periode eines echten Wachstums, die mit einer Vermehrung der lufthaltigen Räume der Lunge einhergehen muß, nur wenig oder gar nicht ändert, während er sich in den darauffolgenden Perioden, in denen das Wachstum also durch Dehnung erfolgen soll, ständig vergrößern muß. Aus diesem Grunde bestimmte ich an etwa 1500 Serienschnitten durch Projektion bei 300facher Vergrößerung den durchschnittlichen Alveolendurchmesser. Die Untersuchungen erfolgten an einem Material, das unter gleichen Bedingungen vorbereitet wurde.

Die Untersuchungsergebnisse stimmen mit den bisher erhobenen und gedeuteten Befunden über das postnatale Lungenwachstum überein. Der Alveolendurchmesser der Rattenlunge beträgt während der Säuglingsperiode und im ersten Drittel der Jugendzeit 30μ . Er vergrößert sich gegen Ende der Jugendzeit auf 35 bis 45μ . Gegen Ende der Reifungsperiode beträgt der Alveolendurchmesser etwa 50μ und gegen Ende des Lebens 60 bis 70μ .

Der Kugelinhalt einer Alveole, die einen Halbmesser von 15μ hat (Säuglingsperiode und erstes Drittel der Jugendzeit), beträgt $0,00001414 \text{ mm}^3$; bei einem Halbmesser von 30μ (am Ende der Höhe des Lebens) beträgt der Kugelinhalt $0,00011313 \text{ mm}^3$. Das heißt, daß sich der Kugelinhalt durch Vergrößerung des Alveolendurchmessers von 30μ auf 60μ um das 8fache vergrößert hat. Vergleicht man hiermit die eingangs gegebenen Werte für die Zunahme des maximalen Lungenluftvolumens während der einzelnen Altersperioden, so ergibt sich folgendes: Die Vermehrung des maximalen Lungenluftvolumens am Ende der Säuglingsperiode um das 7,3fache muß durch Hyperplasie erfolgt sein, da sich der Alveolendurchmesser nicht vergrößert hat, was erforderlich gewesen wäre, um eine Vermehrung des Luftvolumens um etwa das 8fache zu erreichen. Addiert man andererseits die Zunahme der Maximalkapazität der der Säuglingsperiode nachfolgenden Altersstufen, dann erhält man insgesamt eine Vergrößerung um das 7,1fache. Der Alveolendurchmesser hat sich während dieser Zeit verdoppelt, was, wie gezeigt, eine Vermehrung um das 8fache bedingt. Hierbei ist unberücksichtigt geblieben, daß die Jugendzeit, wie oben beschrieben, nicht einheitlich ist.

Durch diese Befunde ist m. E. der Beweis für die Richtigkeit meiner Annahme erbracht, daß bis zum Ende des ersten Drittels der Jugendzeit ein echtes Lungenwachstum (Hyperplasie) stattfindet, während das Lungenwachstum in den nachfolgenden Perioden durch Dehnung (Hypertrophie) erfolgt. Damit ist es gelungen, den Zeitpunkt festzustellen, bis zu welchem bei der Ratte ein echtes Lungenwachstum stattfindet. Darüber, wie dieses Wachstum erfolgt, müssen spätere histologische Untersuchungen Aufschluß geben.

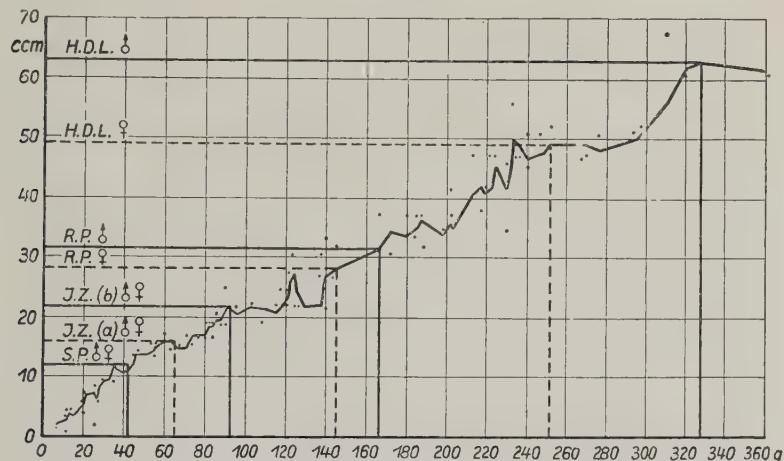


Abb. 8. Maximalkapazität und Körpergewicht (nach Kotabzug)

Zeichenerklärung: S.P. Säuglingsperiode; J.Z. a) Jugendzeit, erstes Drittel; J.Z. b) Jugendzeit, Rest; R. P. Reifungsperiode; H. d. L. Höhe des Lebens; R. A. Reifes Alter (gestrichelter Balken in Abb. 9 = zu wenig Tiermaterial)

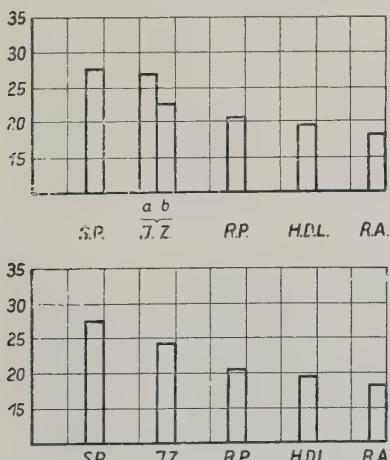


Abb. 9. Mittelwerte der Maximalkapazität, bezogen auf das Körpergewicht = 100.

I. Tiermaterial insgesamt;

II. Tiermaterial getrennt nach Geschlechtern

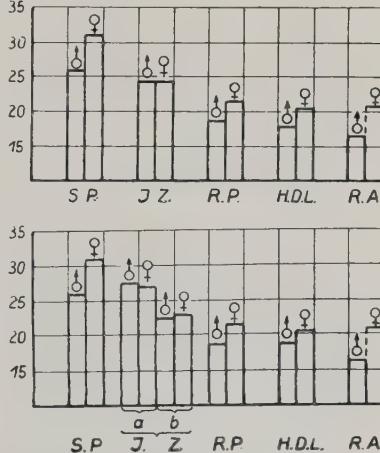


Tabelle 5

Alter, Länge, Gewicht und Lungenmaximalkapazität

Ratte Nr.	Alter Tage	Länge mm	Gewicht g	Lungen- maximal- kapazität ccm	Lungenmaximal- kapazität, bezogen auf Körper- gewicht = 100
männlich					
Säuglingsperiode					
10	6	65	7,5	2,0	26,7
34	14	80	12	4,0	33,3
58	9	85	12	3,3	27,5
73	13	80	13	2,8	21,5
12	10	80	13	4,1	31,5
30	10	85	15	3,4	22,7
32	12	85	15	3,4	22,7
65	11	80	17,5	4,4	25,1
69	14	90	20	5,9	26,5
55	16	90	20	4,0	20,0
94	62	120	27,5	4,8	17,5
15	18	100	28	8,1	28,9
19	20	105	28	8,1	28,9
53	Wildfang	120	30	9,5	31,7
45	"	120	33	9,5	28,8
67	"	130	40	10,6	26,5
42	31	125	42	9,5	22,6
Jugendzeit a)					
52	40	140	45	13,0	28,9
56	42	140	49	13,7	28,0
64	46	140	55	13,7	24,9
5	45	140	55	15,8	28,7
16	65	140	60	15,8	26,3
18	Wildfang	145	60	17,0	28,3
Jugendzeit b)					
89	78	155	65	13,7	21,1
6	45	150	72	17,0	23,6
107	128	165	74	17,0	23,0
168	81	165	81	19,2	23,7
177	97	170	82	17,0	20,7
60	52	160	83	19,2	23,1
167	83	175	86	20,6	21,8
170	81	170	91	19,2	21,1
164	84	170	93	20,6	22,2

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Ratte Nr.	Alter Tage	Länge mm	Gewicht g	Lungen- maximal- kapazität ccm	Lungenmaximal- kapazität, bezogen auf Körper- gewicht = 100
männlich					
Reifungsperiode					
93	101	190	124	22,0	17,7
88	101	190	125	22,0	17,6
147	95	195	129	22,0	17,1
105	142	208	167	37,0	22,2
Höhe des Lebens					
138	221	215	172	30,4	17,7
109	151	230	185	37,0	20,0
35	Wildfang	225	189	32,0	16,9
37	"	200	198	34,5	17,5
46	161	230	218	37,9	17,4
150	203	225	219	42,0	19,2
112	Wildfang	240	230	46,0	20,0
121	"	235	235	47,0	20,0
76	198	245	240	42,0	17,5
1	222	222	247	50,5	20,4
48	163	230	251	47,0	18,7
44	156	240	270	47,0	17,4
2	197	220	276	50,5	18,3
78	196	250	297	52,3	17,6
116	Wildfang	265	309	68,2	22,1
179	490	260	320	61,0	19,1
87	276	255	328	62,0	19,0
Reifes Alter					
180	719	260	362	61,0	16,9
77	Wildfang	280	390	62,0	15,9
100	"	275	425	68,2	16,0
weiblich					
Säuglingsperiode					
9	3	50	6	1,4	23,3
59	17	95	21	7,0	33,3
103	39	106	21	7,0	33,3
68	20	100	26	8,2	31,5
70	22	105	28	8,1	28,9
20	22	110	35	12,0	34,3
57	Wildfang	120	36	11,3	31,4

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Ratte Nr.	Alter Tage	Länge mm	Gewicht g	Lungen- maximal- kapazität ccm	Lungenmaximal- kapazität, bezogen auf Körper- gewicht = 100
weiblich					
Jugendzeit a)					
17	67	120	46	13,7	29,8
72	48	140	52	13,7	26,3
71	Wildfang	135	56	15,8	28,3
54	51	150	64	15,2	23,8
50	46	140	65	15,8	27,4
Jugendzeit b)					
63	54	150	67	15,2	22,7
158	83	160	71	15,2	21,4
174	85	160	73	15,8	21,6
165	84	155	76	17,0	22,4
11	Wildfang	150	79,5	17,0	21,4
166	84	165	82	19,2	23,4
23	Wildfang	160	82	17,0	20,7
169	81	160	82	19,2	23,4
176	97	170	90	24,8	27,6
146	95	172	93	20,6	22,2
Reifungsperiode					
108	151	175	95	22,0	23,2
128	189	185	103	22,0	21,4
106	128	180	109	19,6	18,0
33	Wildfang	180	115	22,0	19,1
102	132	180	118	22,0	18,6
111	142	190	118	24,3	20,6
62	61	170	120	22,0	18,3
104	160	190	121	27,3	22,6
110	151	200	121	24,3	20,1
127	189	200	122	30,3	24,8
47	Wildfang	180	138	27,0	19,6
43	„	180	140	22,0	15,7
61	170	190	145	32,0	22,1
Höhe des Lebens					
141	247	200	138	30,5	22,1
143	247	210	140	33,4	23,9
137	221	200	144	27,0	18,8
123	Wildfang	210	180	37,0	20,6
114	„	200	183	34,0	18,3

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Ratte Nr.	Alter Tage	Länge mm	Gewicht g	Lungen- maximal- kapazität ccm	Lungenmaximal- kapazität, bezogen auf Körper- gewicht = 100
weiblich					
Höhe des Lebens					
113	Wildfang	230	186	37,0	19,9
117	"	250	201	41,0	20,4
99	"	215	202	37,0	18,6
115	534	220	213	47,0	22,3
3	282	220	222	47,0	21,1
14	Wildfang	220	224	47,0	21,0
86	"	230	230	34,5	15,0
8	244	230	233	47,0	20,2
4	282	220	240	50,0	21,0
101	344	230	251	52,0	20,7
Reifes Alter					
181	719	240	232	56,0	24,1
74	551	240	293	51,2	17,5

IV. Diskussion und Literaturbesprechung

Die Diskussion und Literaturbesprechung gestaltet sich aus mancherlei Gründen schwierig. Wie ich schon in der Einleitung erwähnte, wird in der Literatur der Begriff „Lungenvolumen“ verschiedenartig gebraucht. Es erwies sich daher als notwendig, zunächst einmal die Untersuchungsmethoden voneinander zu trennen, die sich einmal mit dem anatomischen Lungenvolumen und zum anderen mit dem Lungenluft-Volumen befassen. Da die Ziele dieser Arbeiten durchaus verschieden sind, muß weiter unterschieden werden zwischen solchen Arbeiten, die sich lediglich mit der Bestimmung der „Volumengröße“ an einem sehr kleinen Untersuchungsgut begnügen, und solchen Arbeiten, die entsprechend der vorliegenden Untersuchung, die „Volumengröße“ an einem größeren Material bestimmten, um von den gefundenen Werten auf die Wachstumsverhältnisse der Lungen in irgendeiner Form näher einzugehen. Dabei wird es sich nicht vermeiden lassen, daß hier und da Überschneidungen zwischen den einzelnen Arbeitsgebieten vorkommen.

Weiter ist zu berücksichtigen, daß die vorliegende Arbeit einen erstmaligen Versuch darstellt, durch Messung eines absoluten Wertes für die Lungenluft auf das Lungenwachstum zu schließen. Dadurch ergeben sich weitere Schwierigkeiten bei der vergleichenden Betrachtung der vorhandenen Literatur.

Es liegt nahe, zunächst die Untersuchungsergebnisse von Mertz zu betrachten, da diese ebenfalls bei der Ratte und mit der gleichen Untersuchungsmethodik gewonnen wurden wie bei meinem Untersuchungsmaterial. Mertz fand, daß sich das Lungenluftvolumen proportional dem Körpergewicht vergrößert. Diese Feststellung ist verständlich, wenn man ihr Tiermaterial betrachtet. Es umfaßt Tiere, die vorwiegend in ein und derselben Entwicklungsperiode (Höhe des Lebens) standen. Wie ich an meinem eigenen Material zeigen konnte, verhalten sich zwar die Werte der maximalen Lungenluftvolumina, bezogen auf das Körpergewicht, bei Tieren innerhalb einer Entwicklungsperiode annähernd gleichwertig, weichen jedoch in den verschiedenen Altersstufen deutlich voneinander ab, so daß sich Mertz' Feststellung, daß sich das Lungenluftvolumen proportional zum Körpergewicht vergrößere, nicht aufrechterhalten läßt.

Trotz fehlender Angaben über Alter und Länge der Tiere habe ich versucht, Mertz' Tiermaterial nach den gleichen Gesichtspunkten zu ordnen wie mein eigenes Untersuchungsgut. Danach ergeben sich die folgenden Mittelwerte für die Maximalkapazität, bezogen auf das Körpergewicht = 100:

	Mertz		Clemens	
	männlich	weiblich	männlich	weiblich
Reifungsperiode	18,7	(17,8)	18,7	21,2
Höhe des Lebens	18,1	17,5	18,7	20,3
Reifes Alter	—	17,7	16,3	(20,8)

Die Werte für Männchen stimmen mit meinem Untersuchungsmaterial annähernd überein, während sie für Weibchen bei mir deutlich höher liegen. Die eingeklammerten Zahlen bedeuten, daß für diese Rubrik jeweils nur ein Tier vorhanden war, so daß diese Zahlen nicht verwertbar sind. Nach der Aufteilung des Tiermaterials von Mertz ist auch bei ihren Tieren — trotz des sehr kleinen Materials für Reifungsperiode und Reifes Alter — eine absteigende

Tendenz der Maximalkapazität gegenüber dem Körpergewicht mit fortschreitendem Alter zu erkennen. Da Mertz nicht gleichmäßig alle Altersstufen untersuchte, lassen sich mit dieser Arbeit keine Aussagen bezüglich des Lungenwachstums machen.

Molthof (1910), Semmler (1913), Lauffer (1921) und Dahme (1922)¹ befaßten sich mit der „Lungenkapazität“ und deren Beziehung zu Thoraxumfang und Leistungsfähigkeit. Diese Autoren bestimmten die „Lungenkapazität“ an Leichenmaterial wie folgt: Die unverletzt exenterierten Lungen verschiedener Säugetiere (Pferd, Schwein, Katze, Hund) werden unter einem geringen Überdruck von durchschnittlich 770 bis 775 mm Hg mit Rindertalg, Hunde- oder Hammelfett bzw. mit einer wäßrigen Gelantinelösung gefüllt. Die Lungenkapazität errechnen die Untersucher aus dem Gewicht der leeren und gefüllten Lungen und aus dem spezifischen Gewicht der Füllmasse nach der Formel

$$v \text{ (Volumen)} = \frac{p \text{ (Gewicht der Füllmasse)}}{s \text{ (spez. Gewicht der Füllmasse)}}.$$

Bezüglich der Methodik gelten teilweise die gleichen Einwände wie gegen die Methode der Wasserverdrängung. Es ergeben sich auch hier folgende Fragen:

1. Welcher Atemlage entspricht diese Lungenkapazität?
2. Wie groß ist der Blut- und Wassergehalt der einzelnen Lungen? Der Beantwortung dieser Frage dürfte bei der Ermittlung der Lungengewichte eine große Bedeutung zukommen.
3. Was geschieht mit dem Minimalvolumen an Luft in den kollabierten Lungen? Jeder, der sich einmal mit Bronchialausgüssen versucht hat, wird zugeben müssen, daß die Entfernung dieser Luftpumpe nur höchst unvollständig gelingt. Völlig unverständlich, aber doch die mangelhafte Technik dieser Methode kennzeichnend, erscheint die Äußerung Lauffers über diesen Punkt. Er schreibt hierzu wörtlich:

„In Form von kleinen Bläschen wich die in den Lungen noch vorhandene Residualluft (müßte heißen: Minimalvolumen. D. Verf.) dem eindringenden Fett dadurch aus, daß sie durch das Gewebe diffundierte.“

Das bedeutet doch einwandfrei, daß die Lungen hier über das physiologische Maß hinaus gedehnt worden sind. Andernfalls — der Einguß der Masse erfolgt annähernd bei atmosphärischem

¹ Stumpf (1905) betrifft nur eine Erweiterung der Lungenschwimmprobe; s. a. Loeschke (1922).

Druck — würde dieser Befund doch besagen, daß wir normalerweise einen Pneumothorax haben müßten.

Sieht man einmal von der mangelhaften Technik und von der unphysiologischen Messungsart (außerhalb des Brustkorbes!) ab, so zeigt sich auch hier, daß die Ergebnisse dieser Arbeiten wegen fehlender Alters-, Entwicklungs- und Längendaten und wegen des lückenhaften Tiermaterials nicht zur Klärung postnataler Wachstumsfragen herangezogen werden können. Sie sollen daher unter dem Gesichtspunkt betrachtet werden, ob der von Mertz und mir bei der Ratte erhobene Befund einer Abhängigkeit der Maximalkapazität vom Körpergewicht auch für andere Tierarten Gültigkeit besitzt.

Molthof (1910) stellt fest, daß die Lungenkapazität bei Pferden absolut unabhängig ist vom Lungengewicht und von den Brustumäßen. Vergleicht man seine Werte für das Körpergewicht und die Lungenkapazität, dann hat man unbedingt den Eindruck, daß hier eine gewisse Abhängigkeit beider Werte voneinander gegeben ist, d. h. daß mit steigendem Körpergewicht auch die Lungenkapazität ansteigt. Die Schwankungen innerhalb seines Materials könnte man durch die mangelhafte Technik erklären. Weitere Aussagen lassen sich über sein Tiermaterial nicht machen, da die verschiedensten Pferderassen untersucht wurden, und es erst geklärt werden müßte, ob nicht in dem einen oder anderen Falle Rasseeigentümlichkeiten vorliegen.

Semmler (1913) untersuchte die Lungenkapazität bei zwei Schweinerassen und kommt etwa zu den gleichen Resultaten wie Molthof. Auch bei den Schweinen ist die Lungenkapazität unabhängig von dem Lungengewicht und den äußeren Thoraxmaßen. Zahlenwerte für die Lungenkapazität und das Körpergewicht fehlen in dieser Arbeit.

Die Lungenkapazität bei Katzen wurde von Lauffer (1921) untersucht. Auch er konstatiert, daß die Brustumße und das Lungengewicht keinerlei Einfluß auf die Lungenkapazität haben. Die Lungen der weiblichen Katzen sind leichter als die der Kater, haben aber eine größere Kapazität. Eine Abhängigkeit der Lungenkapazität vom Körpergewicht ist nicht festzustellen.

Dahme (1922) untersuchte in einer sehr sorgfältigen Arbeit, die in der technischen Durchführung augenscheinlich besser war als die der anderen Autoren, die Lungenkapazität bei verschiedenen Hunderassen. Er stellt ganz allgemein mit dem Ansteigen

der Brustumäße (vor allem der Innenraummaße) eine Zunahme der Lungenkapazität fest. Das Körpergewicht hat keinen Einfluß auf das Lungengewicht und dieses wiederum keinen Einfluß auf die Lungenkapazität. Bei seinen Untersuchungen fand Dahme bei fast allen Hunderassen (besonders bei Schäferhunden), daß das Körpergewicht einen gewissen Einfluß auf die Entwicklung der Lungenkapazität hat. Er berechnete die „Durchschnittslungenkapazität“ prozentual zum „Durchschnittskörpergewicht“. Daraus ergab sich, daß die Lungenkapazität von den körperlich schwersten zu den körperlich leichtesten Tieren relativ zunimmt. Boxer hatten ein Verhältnis von 6,362 %, Dobermanns 7,269 %, Teckel 8,509 %, während die Pinscher etwas niedriger lagen 7,877 %. Auf diesen Befund werde ich später noch einmal zurückkommen. Geschlechts-einflüsse konnte Dahme weder bezüglich Lungengewicht noch in bezug auf die Lungenkapazität nachweisen.

Faßt man die Befunde von Molthof, Semmler, Lauffer, Dahme und Mertz zusammen, so wird übereinstimmend eine enge Abhängigkeit der Lungenkapazität von den äußeren Thoraxmaßen und dem Lungengewicht abgelehnt. Dagegen wird die Abhängigkeit der Lungenkapazität vom Körpergewicht, mit Ausnahme für die Katze, für bewiesen oder wahrscheinlich gehalten.

Wenden wir uns jetzt den Arbeiten zu, die sich mit dem anatomischen Lungenvolumen befaßten, das durch Wasserverdrängung bestimmt wird¹. Diese Meßmethode ist nur dann als einigermaßen zuverlässig zu bezeichnen, wenn es sich bei dem zu messenden Organ um ein solides, d. h. kompaktes Organ handelt. Bei der Lunge liegen die Verhältnisse jedoch anders. Wenn man annähernd normale, d. h. dem Leben entsprechende Verhältnisse erzielen wollte, müßte man die Lungen im Thorax so fixieren, daß sie bei der anschließenden Exenterierung ihre Größe nicht mehr ändern könnten. Eine Methode, die dieses Ziel (vergleichende Reihenuntersuchungen) zuverlässig erreicht, gibt es nicht². Selbst bei dem Vorhandensein einer solchen Methode böten sich weitere Schwierigkeiten, die nur schwer zu überwinden wären. Es wäre beispielsweise zu fordern, daß vor der Exenterierung der Lungen die genaue Stellung des Thorax und des Zwerchfells zu bestimmen wären, damit eine Aussage darüber getroffen werden kann, in

¹ Beneke 1878; Wesener 1879; Aeby 1880; Marcus 1928; Hilber 1933; Engel 1950; Short 1952.

² Altmann 1953; Rahn 1954.

welcher Atemstellung die Lunge fixiert wurde. Dem gefundenen Volumenwert müßte ein entsprechender Vermerk beigegeben werden. Zur exakten Durchführung dieser Volumenmessung ist außerdem die Feststellung des spezifischen Gewichtes der Lungen erforderlich, was bei deren wechselndem Blut- und Wassergehalt recht schwierig ist. Engel (1950) konnte den Nachweis erbringen, daß das spezifische Gewicht der Lunge nicht immer gleich ist. Es nimmt in dem Maße ab, wie das Volumen zunimmt und hängt weiterhin von der Größe der Lunge ab.

Nach Bestimmung des Volumens der Lunge durch Wasserdrängung ergibt sich ein weiteres Problem. Die Lunge ist kein massives Organ; sie enthält mit Luft gefüllte Hohlräume. Man hat zwar einen Volumenwert gefunden, kann aber keine Aussage darüber machen, welchen Anteil das eigentliche Lungengewebe bzw. die darin enthaltene Luft an diesem Volumenwert haben. Weiter ist die Lufttemperatur zum Zeitpunkt der Messung zu berücksichtigen. Handelt es sich um Leichenmaterial, welches kühl aufbewahrt wurde, so muß der Ausdehnungskoeffizient der Luft mitberücksichtigt werden (z. B.: bei einer Temperaturerhöhung von 10°C auf $37,3^{\circ}\text{C}$ nimmt das Volumen um rd. 10% zu).

Der zweifelhafte Wert dieser Untersuchungen läßt sich aus dem Gesagten klar erkennen. Auch diese Untersucher vernachlässigten ausnahmslos die physiologischen Verhältnisse der Lunge im Brustkorb, indem sie ihre Messungen außerhalb des Thorax vornahmen.

Beneke, Wesener und Aeby bestimmten das anatomische Lungenvolumen einer größeren Zahl kollabierter menschlicher Lungen durch Wasserdrängung und versuchten, aus den gefundenen Meßwerten auf die Wachstumsverhältnisse der Lunge zu schließen. Bezuglich der Meßwerte besteht bei den genannten Autoren im großen und ganzen eine gute Übereinstimmung.

Beneke (1878) faßt seine Befunde dahingehend zusammen, daß die bei weitem relativ mächtigste Entwicklung der Lungen im ersten Lebensjahr, und zwar besonders während der ersten drei Lebensmonate, stattfindet. Das relativ geringste Wachstum findet bei den Lungen in dem Abschnitt vom 7. bis 14. Lebensjahr statt. Es beträgt hier pro Jahr nur $1/15$ bis $1/12$ der Anfangsgröße für diesen Abschnitt. Während der Pubertätsentwicklung erfahren die Lungen eine zweite relativ starke Fortentwicklung, jedoch ist diese längst nicht so bedeutend wie beispielsweise die des Herzens im gleichen Zeitraum.

Wesener (1879) Befunde stimmen in allen Einzelheiten mit denen von Bencke überein, so daß sie hier nicht weiter diskutiert zu werden brauchen.

Auch A e b y (1880) findet zwei Perioden relativ stärksten Lungenwachstums. Die eine liegt bei ihm im Gegensatz zu Bencke und Wesener in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres, die andere in der Zeit der Pubertät. A e b y schreibt hierüber wörtlich:

„Wenn nicht zufällig ungewöhnlich kümmerliche Individuen, worüber mir keine Nachrichten zukamen, das Material für die ersten Monate nach der Geburt geliefert haben, so macht während derselben die Vergrößerung der Lungen nur bescheidene Fortschritte. Erst später kommt die Sache in lebhafteren Gang, so daß sich mit Schluß des ersten Lebensjahres die Lunge auf etwa das Vierfache des anfänglichen Volumens erweitert hat. Vergrößerung auf etwa das Achtfache bildet die Aufgabe der nächsten Lebensjahre bis zum achten hin. Dann wird die Entwicklung so sehr verzögert, daß sie bis zur Pubertät nur bis auf das Zehnfache fortschreitet. Jetzt erst nimmt sie einen neuen Anlauf zur raschen Ausweitung bis auf das Zwanzigfache des Wertes bei Neugeborenen.“

A e b y sind also offenbar schon selbst Zweifel bezüglich seines Materials für die ersten Lebensmonate gekommen.

Im Gegensatz zu Bencke und Wesener äußert sich A e b y als einzigster darüber, wie das Lungenwachstum erfolgen soll. Er glaubt, daß das Wachstum der Lunge ausschließlich durch Vergrößerung der bereits zur Zeit der Geburt vorhandenen Elemente stattfindet. Diese Meinung kann nach dem in der Einleitung Gesagten als widerlegt gelten.

Bezüglich der Geschlechter wird von allen drei Autoren ganz allgemein der Standpunkt vertreten, daß die weiblichen Lungen etwas kleiner sind als die männlichen. Lediglich Wesener findet, daß die weiblichen Lungen zu den genannten Zeiten des stärksten Wachstums etwas größer sind als die männlichen. Er schränkt seinen Befund aber insofern ein, als er ihn der zufälligen Auswahl seines Materials zuschreibt. Dadurch entfällt leider der interessante Vergleich mit dem von mir bei der Wanderratte erhobenen Befund, daß die Maximalkapazität der Weibchen größer ist als die der Männchen.

F. E. Schulze (1906), Marcus (1928) und Hilber (1933) ermittelten das anatomische Lungenvolumen mit dem Ziel, die respiratorische Oberfläche zu bestimmen.

F. E. Schulze schätzte (!) das anatomische Lungenvolumen verschiedener Tierarten und des Menschen. Von diesem geschätz-

ten Wert zog er 20 % für Gefäße und Bindegewebe ab, um auf den Anteil des respiratorischen Gewebes zu kommen. Marcus erkannte sehr wohl die Fehlerquellen, die der von Schulze angegebenen Methode anhaften, verwendet sie aber dennoch, um, wie er schreibt, Vergleiche anstellen zu können. Den Hauptfehler Schulzes, nämlich die oberflächliche Schätzung des anatomischen Lungenvolumens, vermeidet Marcus, indem er die Lungen *in situ* fixiert. Nach der Fixation werden sie exenteriert und das Volumen durch Wasserverdrängung bestimmt. Auch Hilber verwendet zur Volumenbestimmung (Ratte) die Methode von Marcus.

Die Ergebnisse von Schulze und Marcus können zu einem unmittelbaren Vergleich mit meiner Arbeit nicht herangezogen werden, da in diesen Arbeiten für jede Tierspecies und den Menschen jeweils nur ein einziger Durchschnittsvolumenwert angegeben ist. Ein bemerkenswerter Befund soll jedoch festgehalten werden. Marcus stellte bei seinen Untersuchungen fest, daß die Größe der respiratorischen Oberfläche, die zur Versorgung pro g-Tier erforderlich ist, bei den von ihm untersuchten Säugetierarten verschieden ausfällt. Er schreibt hierzu wörtlich:

„Bei den homiothermen Säugetieren spielt offenbar die Größe des Tieres eine wesentliche Rolle, da der Wärmeverlust proportional der Körperoberfläche ist. So sehen wir eine fortschreitende Reihe entsprechend der Größe vom Pferd, Kalb zum Kitz, von der Katze über die Ratte zur Maus. . . Auffallen muß der niedrige Index des Menschen, der sich nicht weit über den der Reptilien erhebt und dem des Faultieres ähneln dürfte. Wahrscheinlich hängt dies mit dem aufrechten Gang zusammen, der Energie spart.“

In diesem Zusammenhange sei an die Befunde Dahmes erinnert, der etwas ähnliches bei den verschiedenen Hunderassen feststellte. Offenbar gilt der von Marcus erhobene Befund demnach nicht nur für die verschiedenen Tierarten untereinander, sondern auch mit großer Wahrscheinlichkeit innerhalb derselben für die einzelnen Tierrassen. Nimmt man die Ergebnisse Hillbers bei der Ratte hinzu, so zeigt sich außerdem, daß die Kurve der respiratorischen Oberfläche pro g-Tier mit steigendem Körpergewicht einen leichten Abfall erkennen läßt. Mithin ist dieses Prinzip offenbar auch innerhalb einer Rasse, ja sogar bei jedem Einzelindividuum vertreten. Da die Berechnung der respiratorischen Oberfläche aufs engste mit dem Luftinhalt verknüpft ist, sprechen in gewissem Sinne auch meine eigenen Untersuchungs-

ergebnisse hierfür, wonach nämlich die Zunahme der Maximalkapazität im Verhältnis zur Körpergewichtszunahme während der Säuglingsperiode und im ersten Drittel der Jugendzeit am stärksten ist, später aber mit fortschreitendem Alter deutlich abnimmt.

Zusammenfassend ergibt sich aus diesen Befunden, daß die Maximalkapazität bzw. die respiratorische Oberfläche pro g-Tier größer wird von den körperlich schwersten zu den körperlich leichtesten Tieren. Diese Beziehung scheint gegeben für die verschiedenen Tierarten untereinander, innerhalb verschiedener Rassen, ja sogar für jedes Einzelwesen. Der Mensch nimmt eine Ausnahmestellung ein, die, nach Marcus, durch den energiesparenden aufrechten Gang bedingt sein soll. Die Berechnung der respiratorischen Oberfläche pro g-Tier sowie die Bearbeitung damit zusammenhängender Fragestellungen sollen einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben.

Engel (1950) verwendete teilweise die von Marcus angegebene Methode zur Erfassung des anatomischen Lungenvolumens, entwickelt daneben aber ein neues Verfahren, bei dem die Lungen mit Luft aufgeblasen und dann getrocknet werden. Das Volumen dieser Lungen bestimmt er wiederum durch Wasserverdrängung. Die sehr umfangreichen Untersuchungen Engels über Wachstum, Anatomie, Physiologie und Pathologie der Kinderlunge in verschiedenen Altersperioden machen es erforderlich, Teile seiner Arbeit an den jeweils entsprechenden Stellen dieser Veröffentlichung abzuhandeln, anstatt sie im Ganzen zu betrachten. Die Ergebnisse seiner Volumenmessungen faßt Engel wie folgt zusammen:

Das Wachstum des Lungenvolumens im Kindesalter unter Benutzung des Lungenvolumens des Neugeborenen als Einheit

Monate	
0	1
6	2
12	4
Jahre	
2	5
4	6
6	8
10	10
12	15—30

(aus: Engel 1950)

Hiernach ergibt sich der gleiche Befund, wie ihn Beneke, Wesener und Aeby an kollabierten Lungen erheben konnten. Das anatomische Lungenvolumen erfährt seinen stärksten Zuwachs im ersten Lebensjahr und während der Pubertät. Dabei ist zu berücksichtigen, daß Engel selbst seine Zahlenwerte für die erste Hälfte des ersten Lebensjahres wegen zu häufiger pathologischer Veränderungen für zu klein hält.

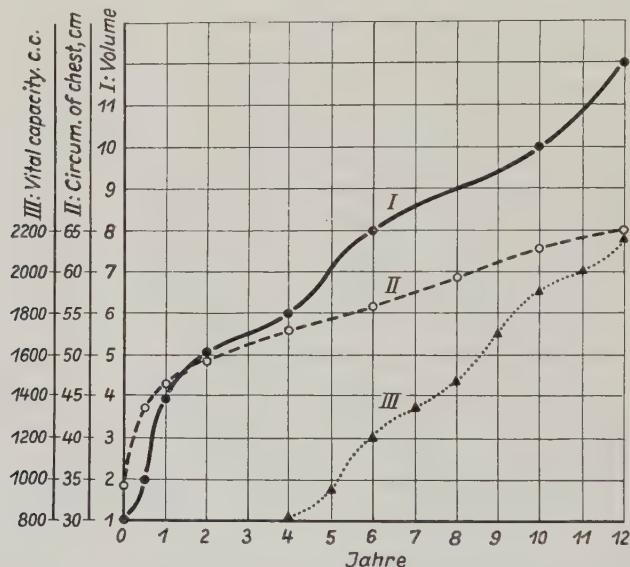


Abb. 10. Diagramm zum Vergleich des Lungenvolumens I (Engel) mit dem Brustumfang II (Belot-Scammon) und der Vitalkapazität III (Stewart). Das Lungenvolumen bezieht sich auf das des Neugeborenen. (aus: Engel 1950)

Schort (1950) untersucht in einer umfassenden Arbeit das embryonale und postnatale Lungenwachstum beim Kaninchen. Neben anderem maß er das anatomische Lungenvolumen durch Wasserverdrängung oder durch Kalkulation aus dem Lungengewicht und dem spezifischen Gewicht. Um sich eine Vorstellung vom Wachstum der Hohlräume innerhalb der Lunge zu machen, berechnete er das prozentuale Verhältnis der Hohlräume zu den Gewebeanteilen in gefärbten Lungenschnitten. Die gefundenen Werte setzte er zum anatomischen Lungenvolumen in Beziehung.

Umfangreiche und komplizierte mathematische Berechnungen liegen seiner Arbeit zugrunde, um den Schrumpfungseffekt, der bei der Fixation entstanden ist, rechnerisch auszugleichen, und

um die Zahl der Bindegewebssepten zu erfassen. Durch Auszählung der Bindegewebssepten, die den Luftraum unterteilen, versuchte er festzustellen, ob ein echtes Lungenwachstum (Vermehrung der Septen) oder ein Wachstum durch Dehnung erfolgt. Die nachstehende Tabelle gibt eine Übersicht über die Werte für die postnatale Periode.

Composition of lung volume. Post-natal period.

age	lung volume (ml.)	volume of lumen (ml.)	volume of interstices (ml.)	lung volume interstitial volume
1 day	2.0	1.37	0.63	3.18
2 days	2.8	2.12	0.68	4.12
5 days	4.66	3.72	0.94	4.96
10 days	7.2	6.1	1.10	6.54
3 months	22.9	20.2	2.7	10.0

Berechnet man den Zuwachs der einzelnen Volumina einmal auf den Tag der Geburt als Einheit bezogen und zum anderen innerhalb der von Short angegebenen Perioden, so ergibt sich hieraus, daß das anatomische Lungenvolumen des Kaninchens von der Geburt bis zum 10. Lebenstag seinen relativ größten Zuwachs erfährt. Betrachtet man die anteilmäßige Zusammensetzung an diesem Volumen, so zeigt sich, daß der Zuwachs in erster Linie durch die Zunahme des Volumens der lufthaltigen Räume erfolgt und nur zu einem geringen Teil durch Bindegewebszuwachs; das Verhältnis ist etwa 4,5 : 1,7. In der nachfolgenden Zeit verschiebt sich dieses Verhältnis bis zum 3. Lebensmonat zugunsten des Volumens der lufthaltigen Räume (3,3 : 2,5).

Nach Short findet beim Kaninchen bis zum 10. Lebenstag eine Vermehrung der lufthaltigen Gangsysteme statt. Danach unterliegt die vorhandene Lungenarchitektur der einfachen Ausdehnung durch Wachstum des ganzen Organes.

In einer weiteren Mitteilung veröffentlichte Short (1952) seine Untersuchungen über das Lungenwachstum beim Menschen. Diese Arbeit ist nach den gleichen Prinzipien aufgebaut wie die vorherige über das Kaninchen. Sie wird durch eine zusätzliche Mitteilung über die Ratte und die Maus ergänzt.

Zum Vergleich gebe ich auch für den Menschen eine Tabelle seiner Zahlenwerte wieder.

Average composition of lung volume. Man.

age post partum	lung volume (ml.)	volume of lumen (ml.)	volume of interstices (ml.)	lung volume interstitial volume
10 months	300	255	45	6.7
3,5 years	700	615	85	8.2
9 years	1500	1320	180	8.2
adult	6000	5400	600	10.0

Danach unterscheidet sich der prozentuale Anteil der lufthaltigen Gänge an dem gesamten anatomischen Lungenvolumen im Prinzip nur unwesentlich von dem des Kaninchens.

Die Septenneubildung ist nach Short beim Menschen während des 2. Lebensjahres beendet. Danach erfolgt das Wachstum der Lunge durch Hypertrophie. Für die Maus und die Ratte (spezifizierte Daten fehlen) erstreckt sich nach Short die Periode eines echten Lungenwachstums im Vergleich zum Menschen und Kaninchen über einen etwas längeren Zeitraum. Um die Richtigkeit dieser Behauptung zu überprüfen, müßte das physiologische Alter des Kaninchens entsprechend meiner Untersuchung bei der Ratte festgelegt werden.

Beurteilt man das postnatale Lungenwachstum nach dem Lungengewicht¹, dann erkennt man folgendes: Das Lungengewicht steigt während der ersten zwei Lebensjahre des Menschen steil an und läßt bis zum 10. bis 12. Lebensjahr deutlich nach. Während der Periode der Geschlechtsreife erfolgt ein zweiter stärkerer Anstieg. Die Gewichtszunahme der Lungen ist in den ersten drei Lebensmonaten am größten. Im Greisenalter ist — entsprechend der senilen Atrophie (seniles Emphyse) — ein Abfallen der Lungengewichtskurve zu verzeichnen (Rössle und Roulet 1932).

Die Lungengewichtszunahme stimmt mit dem Längenwachstum des Körpers gut überein. Während der ersten drei Lebensmonate ist auch eine deutliche Übereinstimmung zwischen Lungengewicht und anatomischen Lungenvolumen festzustellen. Von da ab bis zum 2. Lebensjahr divergieren jedoch die Wachstumskurven von Lungengewicht und anatomischem Lungenvolumen. Nach dem

¹ Gundobin 1912; Rössle und Roulet 1932; Copoletto und Wolbach 1933; Wetzel 1936; Engel 1950.

2. Lebensjahr stimmen die Kurven insofern wieder überein, als ein Nachlassen des Wachstums bis zum Reifebeginn für beide charakteristisch ist, ebenso wie ein zweiter, steilerer Zuwachs während der Geschlechtsreife.

Ähnlich wie Shor t versuchte Engel (1950) durch Berechnung des Volumens von lufthaltigen Räumen der Lunge einen Einblick in das postnatale Lungenwachstum zu bekommen. Hierfür berechnete er das Volumen der terminalen Azini an histologischen Schnitten, ohne jedoch dabei außer acht zu lassen, daß mit dieser

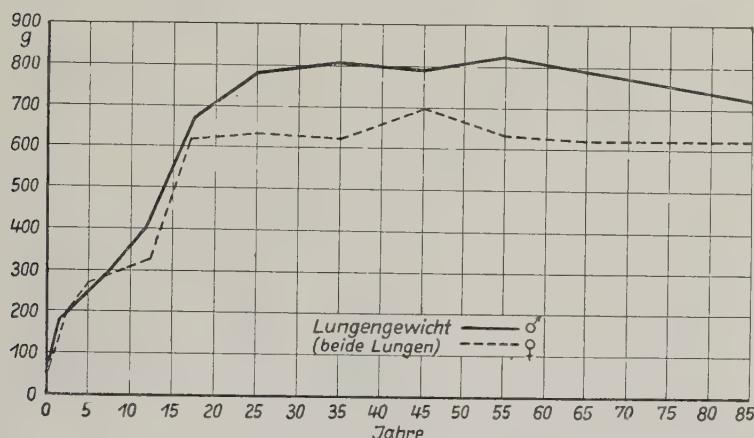


Abb. 11. Lebenslinie des Lungengewichtes, (aus: Rößle und Roulet 1932)

Methode nur Annäherungswerte gefunden werden können. Die Berechnung des Volumens führte er wie folgt aus:

„Ein Paar gut entwickelter Luftsäckchen, die in einem der Serienschnitte vorkamen, wurden in der Vergrößerung 100 auf Millimeterpapier projiziert und seine Umrisse aufgezeichnet. So konnte die Fläche gemessen werden. Die so gewonnene Zahl von qmm wurde als die Fläche eines Kreises betrachtet. Der Radius wurde berechnet und daraus eine Kugel desselben Radius. Damit wurde ein ungefähres Volumen des Säckchenpaars erhalten, das ein Viertel des terminalen Azinus darstellt. Der so geschätzte Rauminhalt konnte mit dem anderer terminaler Azini, die in derselben Weise berechnet wurden, verglichen werden.“

Engel kommt zu dem bemerkenswerten Ergebnis, daß das azinäre Volumen in den ersten Lebensjahren überhaupt keine großen Fortschritte macht.

„Wir müssen daher feststellen, daß das Lungenvolumen (muß heißen: anatomische Lungenvolumen. D. Verf.) im ersten Jahr zwar schnell wächst, sich ungefähr vervierfacht, daß die einzelnen Azini aber durch-

aus nicht in selbem Maße an Volumen zunehmen. Das gilt sogar über das erste Lebensjahr hinaus. Auch im zweiten und dritten Jahre geht das Wachstum der Azini nur langsam voran. . . . Sowohl das azinäre Volumen wie auch die Form der Azini ändern sich auffällig am Ende der Vorschulzeit.“

Durch die Messung der Alveolendurchmesser erfahren die Untersuchungen Engels eine weitere wertvolle Ergänzung. Die nachstehende Tabelle gibt seine Meßwerte wieder:

Der Durchmesser der Alveolen

Alter	nach Testut	nach Engel	
Monate			
0	0,07	0,05	I. Periode
1	—	0,05	
3	—	0,05—0,06	
5	—	—	
8	—	0,06—0,07	II. Periode
10	—	0,06—0,07	
12	—	0,08—0,10	
18	0,1	0,08—0,10	
Jahre			
2	—	0,10—0,12	III. Periode
3	—	0,10—0,15	
4	0,12	0,10—0,15	
5	—	0,10—0,20	
6	0,14	0,10—0,20	IV. Periode
9	—	0,10—0,20	
12	0,27	0,15—0,25	
Adult	0,20—0,30	—	

Testuts Zahlen sind zum Vergleich angeführt.

Abb. 12. (aus: Engel 1950)

Das Ergebnis dieser Untersuchungen faßt Engel wie folgt zusammen:

„Es bestehen zwei Hauptperioden in der Zahl, Größe und Gleichmäßigkeit der Alveolen, I, II, III umfassen die ersten vier Lebensjahre und IV die Zeit bis zur Pubertät. Die erste Periode ist durch langsame Entwicklung der Alveolen in jeder Hinsicht gekennzeichnet. Form und Größe bessern sich langsam im ersten Jahre und etwas schneller in den nachfolgenden 2—3 Jahren. So kommt es, daß die Lunge in den ersten 10—12 Monaten von einer fast rein tubulären zu einer mit Alveolen versehenen Säckchenstruktur heranwächst. In dieser Richtung schreitet sie langsam in den nächsten Jahren fort. Die zweite Periode beginnt

mit dem 5.—6. Jahre. In dieser Zeit ändert sich nicht nur das Luftsäckchen im ganzen, sondern auch die Form und Größe der Alveolen.“

Vergleicht man die Ergebnisse seiner Arbeiten über das azinäre Volumen und die Alveolendurchmesser mit meinen eigenen Untersuchungen, so zeigt sich eine weitgehende Übereinstimmung der Befunde.

Faßt man die Ergebnisse der in diesem Kapitel aufgeführten Arbeiten zusammen und vergleicht sie mit den vorliegenden eigenen Resultaten, so gewinnt man folgende Vorstellung vom postnatalen Lungenwachstum. Es lassen sich zwei Wachstumsperioden erkennen. Die eine ist verbunden mit einer Vermehrung der respiratorischen Einheiten (Hyperplasie), die andere mit einer Dehnung der lufthaltigen Gänge (Hypertrophie). Der Höhepunkt, bis zu welchem beim Menschen mit einer Hyperplasie gerechnet werden kann, liegt nach Short und Engel am Ende des 2. Lebensjahres und klingt mit dem 3. bis 4. Lebensjahr ab. Dies ist der gleiche Zeitpunkt, den ich durch die vergleichende Beobachtung des physiologischen Alters für den Menschen errechnen konnte. Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen auch die Untersuchungen Bromans (1923), der die Zahl der bronchialen Generationen auszählte. Nach einer anfänglichen Vermehrung der Zweiggenerationen geht die Zahl der respiratorischen Bronchiolen im 4. bis 5. Lebensjahr auf zwei bis drei Generationen zurück (s. auch Engel 1950). Für ein postnatales Lungenwachstum durch Hyperplasie innerhalb eines bestimmten Zeitraumes spricht weiter die langsame Entwicklung der Alveolen (Alveolendurchmesser!).

Anders dagegen verhält es sich mit den Beobachtungen über das Lungenwachstum auf der Grundlage des anatomischen Lungenvolumens und des Lungengewichtes. Hinter diesen Werten verbergen sich zwei Dinge, die man nicht so ohne weiteres auseinanderhalten kann. Einmal das Wachstum des entodermalen Anteiles der Lunge, der das eigentlich Spezifische darstellt, und zum anderen der Zuwachs der mesodermalen Lungenbestandteile. Wie Short zeigen konnte, ist der prozentuale Anteil des Interstitiums und der Lungenluft am anatomischen Lungenvolumen in den verschiedenen Entwicklungsstadien unterschiedlich (siehe auch: Ham and Baldwin 1941; Addison and How 1913/14). Nach der Geburt steht die Zunahme der Lungenluft, d. h. die Vermehrung der lufthaltigen Gänge im Vordergrund und erst später der Zu-

wachs des Lungenstromas. Dieser Befund deckt sich mit meinen Untersuchungsergebnissen.

Bezüglich des anatomischen Lungenvolumens und des Lungengewichtes schreibt Engel (1950):

„Wenn man die Abnahme des spezifischen Gewichtes bei Zunahme des Volumens (muß heißen: anatomischen Lungenvolumens. D. Verf.) in Rechnung stellt, so kann man zwei Schlußfolgerungen ziehen: das Gewicht ist ein ungeeignetes Maß für das Wachstum der Lunge, dasselbe trifft aber auch für das Volumen zu.“

Die Entwicklung der lufthaltigen Gangsysteme und damit auch der Maximalkapazität ist abhängig vom Körpergewicht. Nicht das Alter, sondern die Körperentwicklung ist ausschlaggebend für die Lungenentwicklung.

Eine weitere Möglichkeit, die Lungenluft zu bestimmen, bietet die Messung der Vitalkapazität am Lebenden. Sie soll hier zur vergleichsweisen Betrachtung mit herangezogen werden. Nach den Untersuchungen von Hutchinson 1846, Peabody and Wentworth 1917, Worringen 1926, Stewart 1927 und Wacholder 1928, um nur die wichtigsten Arbeiten in dieser Hinsicht zu nennen, besteht eine sehr deutliche Abhängigkeit der Vitalkapazität von der Körpergröße, d. h. Körperlänge. Das Körpergewicht dagegen läßt sich nicht in eine regelmäßige Beziehung zur Vitalkapazität bringen. Die Vitalkapazität steigt bis zum 18. Lebensjahr stark an, bleibt zwischen dem 20. und 32. Lebensjahr etwa auf der gleichen Höhe, um dann langsam abzufallen (siehe Abb. 10, 13, 14 und 15).

Leider läßt sich die Vitalkapazität bei Säuglingen und Kleinstkindern nicht messen, so daß für diese Zeit entsprechende Zahlenwerte fehlen; für eine Zeit, in der sich vom morphologischen Standpunkt die wesentlichsten Wachstumsvorgänge an der Lunge abspielen. Es fragt sich anschließend, inwieweit man die Vitalkapazität überhaupt mit dem Wachstum der Lunge in Beziehung setzen kann. Bei dem Vergleich (Abb. 10) zwischen anatomischem Lungenvolumen und Vitalkapazität und zwischen Lungengewicht und Vitalkapazität könnte zunächst der Eindruck entstehen, als ob die Vitalkapazität eine Funktion dieser beiden Komponenten ist. Das ist aber ein Trugschluß, da man bei einer solchen Annahme die Fähigkeit der Lungenerweiterung durch Vertiefung der Atmung außer acht ließe. Veränderungen der Vitalkapazität durch unterschiedliche Körperhaltung, Vergrößerung der Vitalkapazität auf Kosten der Restluft bei sportlicher Betätigung und

Arbeit, Verkleinerung der Vitalkapazität beispielsweise während der Gravidität, Veränderung der Vitalkapazität durch unterschiedlichen O₂-Gehalt der Luft sind weitere Beispiele dafür, welchen

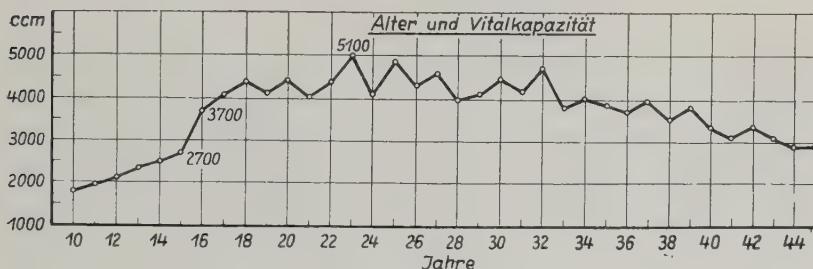
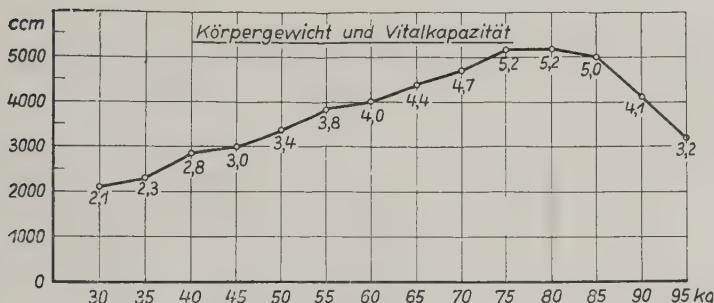
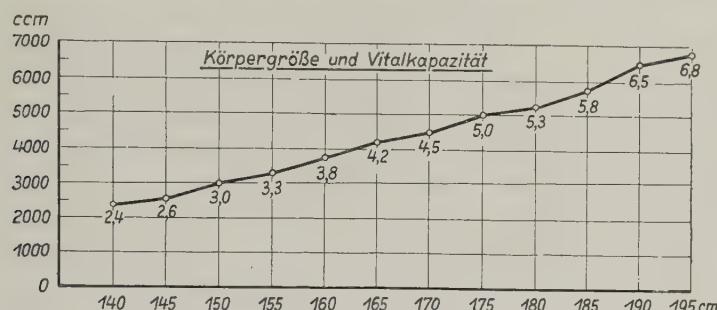


Abb. 13, 14 und 15. (aus: Worringen 1926)

Veränderungen die Vitalkapazität unterliegen kann (Anthony 1930, Verzár 1933).

Weiter ist zu berücksichtigen, daß man mit der Messung der Vitalkapazität nur einen Teil der Lungenluft erfaßt. Die Grenze zwischen Vitalkapazität und Restluft ist keine konstante, sie ist individuellen Schwankungen unterworfen. So wertvoll die Messung der Vitalkapazität für das funktionelle Geschehen ist, zur Be-

urteilung des Lungenwachstums ist sie weniger geeignet. Im Gegensatz hierzu steht die von mir durchgeführte Messung des maximalen Lungenluftvolumens. Eine Beeinflussung der Meßwerte, wie sie bei der Vitalkapazität vorkommen kann, ist hierbei nicht möglich. Es wird ein absoluter Wert gewonnen, der sich ausschließlich nach dem effektiv vorhandenen Hohlraum in der Lunge richtet und seine physiologische Begrenzung durch den uneröffneten Thorax findet. Unterschiedliche Dehnungslagen sind ausgeschlossen.

C. Zusammenfassung und Ergebnisse

Nach Schaffung der theoretischen Grundlagen für die Mertz-sche Meßformel und Konstruktion einer neuen Meßapparatur wurde das maximale Lungenluftvolumen auf der Grundlage des Boyle-Mariotteschen Gesetzes bei der Wanderratte von der Geburt bis zum Reifen Alter bestimmt. Die Untersuchungsergebnisse sind folgende:

1. Die Meßformel

$$V_x = \frac{V_b}{\frac{p_1}{p_2} - 1}$$

besitzt nur für einen bestimmten Meßbereich Gültigkeit

($p_1 = 80 \text{ cm H}_2\text{O}$ bis $p_1 = 110 \text{ cm H}_2\text{O}$),

da hier der entspannte p_2 -Druck so groß ist, daß Thorax und Lungen auch nach der Entspannung des p_1 -Druckes maximal gedehnt bleiben. In diesem Meßbereich verlieren die elastischen Kräfte der Lungen und des Brustkorbes ihren Einfluß auf die Druckveränderungen, und die Lungen verhalten sich jetzt wie ein unelastisches Gefäß, für das die Gültigkeit der Meßformel experimentell bewiesen ist.

2. Das „physiologische Alter“ von *Rattus norvegicus* wurde nach biologischen Beobachtungen und histologischen Untersuchungen der Gonaden bestimmt. Eine Abgrenzung der einzelnen Entwicklungsstadien gelang bis zum Ende der Höhe des Lebens.

3. Die Volumenmeßwerte stehen in Beziehung zum Körpergewicht. Mit steigendem Körpermengewicht steigen auch die Werte für das maximale Lungenluftvolumen. Eine enge Abhängigkeit vom kalendermäßigen Alter und von der Körperlänge der Tiere ist nicht zu erkennen.

4. Die Zunahme des maximalen Lungenluftvolumens ist während der Säuglingsperiode und im ersten Drittel der Jugendzeit am stärksten und nimmt im Verhältnis zum Körpergewicht mit fortschreitendem Alter deutlich ab.

5. Die Maximalkapazität der Weibchen ist bei meinem Untersuchungsgut größer als die der Männchen.

6. Aus dem Zuwachs, den das maximale Lungenluftvolumen während des Lebens erfährt, und unter Berücksichtigung des Körperwachstums kann man Rückschlüsse auf das postnatale Lungenwachstum ziehen. Danach erfolgt das postnatale Lungenwachstum bei der Wanderratte bis zum Ende des ersten Drittels der Jugendzeit vorwiegend durch Hyperplasie, anschließend durch Hypertrophie.

7. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme wird in dem Verhalten der Alveolendurchmesser gesehen.

8. Das anatomische Lungenvolumen, das Lungengewicht und die Vitalkapazität sind zur Beurteilung postnataler Wachstumsfragen nur bedingt geeignet.

9. Nicht das Alter, sondern die Körperentwicklung ist entscheidend für die Lungentwicklung.

10. Die Resultate dieser Arbeit bilden die Grundlage für spätere histologische Untersuchungen am gleichen Versuchsstoff, um die Frage nach dem Wie des Lungenwachstums sowie Probleme der respiratorischen Oberfläche zu klären.

Herrn Dr. K. Becker vom Max-von-Pettenkofer-Institut, Berlin-Dahlem, möchte ich an dieser Stelle meinen Dank sagen für die Überlassung wertvollen Untersuchungsmaterials sowie von Wanderratten, die mir erst die Anlage einer eigenen Zucht ermöglichte.

D. Schrifttum

Adams, W. E.: Advances in thoracic surgery with special reference to indications for pulmonary resection. J. Iowa M. Soc. **40** (1950) 561. — Addison, W. H. F., and How, H. W.: On the prenatal and neonatal lung. Amer. J. Anat. **15** (1913/14) 199. — Aeby, Chr.: Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen, nebst Bemerkungen über den Bronchialbaum der Vögel und Reptilien. Leipzig 1880. — Altmann, K.: Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten der Lungengefäße bei künstlicher Lungendehnung. Verh. anat. Ges. Mainz 1953, 272. — Amprino, R.: Come si fama e come si organizza la struttura del polmone nel periodo fetale. Arch. ital. Anat. Embr. **38₃** (1937₈) 447. — Amprino, R., e Ceresa, F.: Transformazioni nella struttura del polmone nel periodo postnatale e senile. Arch. ital. Anat. Embr. **38₃** (1937₈)

428. — Anthony, A.: Untersuchungen über Lungenvolumina und Lungenventilation. 1930 (Ausg. 1932) (Vogel, Leipzig) Hamburger Med. Habil.-Schr. — Ders.: Zur Diagnostik der Lungenerweiterung. Verh. dtsch. Ges. inn. Med. **48** (1936) 243. — Aschoff, L.: Zur normalen und pathologischen Anatomie des Greisenalters. Berlin-Wien 1938. — Ders.: Das respiratorische System im Greisenalter. Med. Klin. (1938) 317. — Barnard, W. G., and Day, T. D.: The development of the terminal air passages of the human lung. J. Path. and Bact. **45** (1937) 67. — Bänisch, E.: Über die Entwicklung der menschlichen Lunge. Inaug. Diss., Rostock 1952. — Bateman, J. B., Boothby, W. M., and Helmholz, jr., H. F.: Lung volumes and intrapulmonary mixing, notes on open circuit methods, including use of clearance studies. J. Clin. Investigation **28** (1949) 679. — Baumann, A.: Développement et Anatomie du système nerveux du poumon chez l'homme et les vertébrés supérieurs. Thèse No. 1747, Genève Imprimerie du journal de Genève 1940. — Becker, K.: Ernährungsstudien an Wanderratten und Hausratten. Schädlingsbekämpfung **42** (1950) 115. — Ders.: Haarwechselstudien an Wanderratten. Biol. Zbl. **71** (1952) 626. — Bender, K. W.: Zur synthetischen Morphologie der Lungen, abgeleitet aus ihrer Entwicklungsgeschichte. Verh. anat. Ges. Heidelberg (1923) 97. — Beneke, F. W.: Die anatomischen Grundlagen der Konstitutionsanomalien. Marburg 1878. — Bertalanffy, F. D.: The mitotic activity of the cells of the lung in the albino rat. Anat. Rec. **106** (1950) 176. — Bertalanffy, F. D., and Leblond, C. P.: The continuous renewal of the two types of the alveolar cells in the lung of the rat. Anat. Rec. **115** (1953) 515. — Bettini, D., e Celotti, A.: La istologia del polmone in condizioni fisiologiche, nel pneumotorace, frenicotomia, toracoplastica. (Contributo sperimentale) Tuberculosi **25** (1933) 109. — Birath, G., Crafood, C., and Rudström, P.: Pulmonary function after pneumonectomy and lobectomy. J. thoracic Surg. **16** (1947) 492. — Bohn, W.: Über die Altersveränderungen am Lungenhilus. Virch. Arch. **318** (1950) 289. — Boyden, E. A., and Hamre, C. G.: An analysis of variations in the bronchovascular patterns of the middle lobe. J. thorac. Surg. **21** (1951) 172. — Boyden, E. A., and Hartmann, J. F.: Analysis of variations in bronchopulmonary segment of left upper lobes of fifty lungs. Amer. J. Anat. **79** (1946) 321. — Brandt, W.: Lehrbuch der Embryologie. Basel 1948. — Bremer, J. L.: Postnatal development of alveoli in mammalian lung in relation to the problem of the alveolar phagozyte. Contrib. Embryol. (Am.) **25** (1935) 83. — Ders.: The fate of the remaining lung tissue after lobectomy or pneumectomy. J. thorac. Surg. **6** (1937) 336. — Brody, S., and Ragsdale, A. C.: The equivalence of age in animals. J. General Physiol. **5** (1922) 205. — Broman, I.: Zur Kenntnis der Lungenentwicklung. Verh. anat. Ges. Heidelberg (1923) 83. — Ders.: Die Lehre von der „zentripetalen Lungenentwicklung“ — eine wirklichkeitsfremde Spekulation! Anat. Anz. **86** (1938) 225. — Ders.: Die Lehre Albert Fleischmanns über den Entwicklungsmodus der Lungen. Anat. Anz. **89** (1939) 93. — Ders.: Über die Embryonalentwicklung der Lungen bei den Sumpfschildkröten. Morph. Jb. **84**

- (1940) 541. — Ders.: Über die Embryonalentwicklung der Chamäleonlungen. *Morph. Jb.* **87** (1942) 490. — Chiari: Verh. dtsch. Ges. Pathol. 17. Tagung 1914. — Chini, V.: Richerche sperimentale sul pneumotorace. *Boll. di Soc. ital. d. Biol. Sper.* **4** (1929) 906. — Civin, W. H., and Edwards, J. E.: The postnatal structural changes in the intrapulmonary arteries and arterioles. *Arch. of Path.* **2** (1951) 192. — Clemens, H. J.: Elektronenoptische Untersuchungen über den Bau der Alveolenwand in der Rattenlunge. *Z. Zellforsch.* **40** (1954) 1. — Ders.: Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Lungenalveole. *Morph. Jb.* **94** (1954) 471. — Ders.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Bau der Alveolenwand der Rattenlunge. *Verh. anat. Ges. Münster* 1954, 204. — Ders.: Elektronenmikroskopische Bilder der Rattenlunge. *Verh. anat. Ges. Münster* 1954, 339. — Clements, L. P.: Embryonic development of the respiratory portion of the pigs lung. *Anat. Rec.* **70** (1938) 575. — Cohn, R.: Factors affecting the postnatal growth of the lung. *Anat. Rec.* **75** (1939) 195. — Ders.: The postnatal growth of the lung. *J. thorac. Surg.* **9** (1940) 274. — Cooper, E. R. A.: A histological investigation of the development and structur of the human lung. *J. Path. and Bact.* **47** (1938) 105. — Copoletto, J. M., and Wolbach, S. B.: Body length and organ weigths of infants and children. *Amer. J. Path.* **9** (1933). — Dahme, Th.: Die Kapazität der Lungen bei Hunden verschiedener Rassen. *Vet.- med. Diss., Tierärztl. Hochsch. Berlin* 1922. — Davis, E. D., and Hall, O.: The seasonal reproductive condition of female Norway (Brown) rats in Baltimore, Maryland. *Physiological Zoology* **24** (1951) 9. — Diezel, W.: Untersuchungen über die Gewebsstruktur des Bronchus und seine Beziehungen zu Konstitution und Alter. *Z. menschl. Vererb.- u. Konstitutionslehre* **21** (1938) 572. — Dogliotti, G. C., e Amprino, R.: Richerche sulla struttura dell'alveole pulmonare. *Arch. ital. Anat. Embr.* **30** (1932) 1. — Donaldson, H. H.: The rat. Data and reference tables. *Memoirs of the Wistar institute of anatomy and biology* No. 6, Philadelphia 1924. — Dubreuil, G., Lacoste, A., et Raymond, R.: Les étapes du développement du poumon humain et de son appareil elastique. *Cr. Soc. biol. Paris* **121₃** (1936) 244. — Dumerest, F.: La pratique du pneumothorax thérapeutique. Paris 1936. — Engel, St.: Die Muskulatur der Lunge. *Tuberkulosearzt* **3₂** (1949) 63. — Ders.: Die Lunge des Kindes. Stuttgart 1950. — Engelhardt, W.: Die Funktion der elastischen Elemente in der Lunge. *Fortschr. d. Med. Jestetten-Baden* **70** (1952) 431. — Da Fano: *Virch. Arch.* **207** (1912) 160. — Farris, E. J., and Griffith, jr., J. Q.: The rat in laboratory investigation. 2nd Ed. Philadelphia-London-Montreal 1949. — Förster, A.: Über den Wert mikroskopischer Untersuchungen von Lungen Neugeborener. *Virch. Arch.* **311** (1943) 69. — Fourestier: *Presse med.* **56** (1948) 318. — Friedrich, P. L.: Über den Raumausgleich in der Brusthöhle nach einseitiger Lungenamputation. *Verh. dtsch. Ges. Chir.* **37** (1908) 571. — Gädke: Über das Fettvorkommen in Säuglingslungen. *Zbl. Path.* **85** (1949) Nr. 1. — Gundobin, N. P.: Die Besonderheiten des Kindesalters. Deutsche Ausgabe v. S. Rubinstein, Berlin 1912. — Gurgian e Cecconi, L.: Sperimentale **100** (1950) 1—2, 27. — Haasler, F.: *Virch.*

Arch. **128** (1892) 527. — Ham, A. W., and Baldwin, K. W.: A histological study of the development of the lung with particular reference to the nature of alveoli. Anat. Rec. **81** (1941) 363. — v. Hayek, H.: Zur Frage der Lungenmuskulatur. Klin. Wschr. (1950) 268. — Ders.: Die menschliche Lunge. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953. — Heidenhain, M.: Über die teilungsfähigen Drüseneinheiten oder Adenomeren sowie über die Grundbegriffe der morphologischen Systemlehre. Arch. f. Entwicklungsmech. **49** (1921). — Heiß, R.: Der Atmungsapparat. In: Hdb. d. mikr. Anat. d. Menschen V₃, 1936. — Hellin, D.: Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie **131** (1914). — Hilber, H.: Der formative Einfluß der Luft auf die Atomorgane. Morph. Jb. **71** (1932) 181. — Ders.: Über die Fehlerquellen bei der Bestimmung der respiratorischen Oberfläche. Biol. Zbl. **53** (1933) 601. — Ders.: Experimenteller Nachweis des formativen Einflusses der Atemluft auf regenerierende Rattenlungen. Morph. Jb. **74** (1934) 171. — Ders.: Experimentell erzeugte Lungenregeneration. Verh. anat. Ges. Würzburg (1934) 189. — Ders.: Über das Wesen der regenerativen Lungenhyperplasie. Z. Anat. u. Entwicklungsgesch. **112** (1943) 488. — Ders.: Embryonale Wachstumsnotenzen der jugendlichen Lunge im Dienste der funktionellen Anpassung. Klin. Wschr. (1947) 24/25, 13/14, 244. — Hintzsche, E.: Neuere Anschauungen vom Feinbau der Lunge. Schweiz. med. Wschr. (1944) 1256. — Hjortsjö, C. H. The earlier pulmonary morphogenesis of the albino rat and the dog during 24 and 60 hours respectively. Lunds Universitets Arsskrift N. F. Avd. 2 **42** (1946) Nr. 15. — Ders.: Studies on the earliest pulmonary development in mammals. Lunds Universitets Arsskrift N. F. Adv. 2 **46** (1950) Nr. 4. — Bjelmann, G.: Zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Lungen des Kindes. Morph. Jb. **84** (1940) 491. — Hollsten, H.: Über Untersuchungen über Aufbau und postembryonales Wachstum des Lungenparenchyms beim Kaninchen. Inaug.-Diss., Lund 1941. — Hofbauer, L.: Verbildungen des Brustkorbes als Folge von Altersstörungen. Erg. d. allg. Pathol., Jahrg. 19, Teil 2, 1 (1921). — Hutchinson, J.: Med. Chir. Tr. London **29** (1846). — Ishii, O.: Observations on the sexual cycle of the white rat. Anat. Rec. **23** (1922) 311. — Jaffé, R.: Anatomie und Pathologie der Spontanerkrankungen der kleinen Laboratoriumstiere. Berlin 1931. — Juvenelle, A. A.: Pneumectomy with replantation of the lung in the dog for physiologic study. J. thorac. Surg. **21** (1951) 111. — Kaufmann, A.: Zur Frage der glatten Muskulatur der Lunge und ihrer funktionellen Bedeutung. Wien. klin. Wschr. **64**₁₄ (1952) 249. — Kawamura, K.: Experimentelle Studien über die Lungenextirpation. Dtsch. Z. Chir. **131** (1914) 189. — Kirsch, O.: Grundlagen der orthodiagraphischen Herzgrößen- und Thoraxbreitenbeurteilung im Kindesalter. Berlin 1929, Beihefte z. Jahrb. Kinderheilk., hrsg. v. A. Czerny, Heft 23. — Knöll, H.: Untersuchungen von Menschenlungen auf histologisch nachweisbare Wachstumserscheinungen. Inaug.-Diss., München 1938. — Kölliker, A.: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Säugetiere. 2. Aufl. Leipzig 1897. — Korschelt, E.: Lebensdauer, Altern und Tod. 3. Aufl. Jena 1924. — Laudicella, V.: Anatomical-surgical study on segmentary resection.

Chir. Thorac. **1** (1948) 378. — Lauffer, G.: Die Kapazität der Lungen und die Herzgröße bei der Katze, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Brustorgane bei der Katze. Vet.-med. Diss., Tierärztl. Hochsch. Berlin 1921. — Leblond, C. P., and Bertalanffy, F. D.: Reticulin membranes as the framework of alveolar lung tissue in the albino rat. Canad. M. Ass. J. **65** (1951) 263. — Leonardis, L. de: Histogenesis of lung. Arch. ital. Anat. Embr. **55** (1950) 383. — Lester, C. W., Coumand, A., and Riley, R. L.: Pulmonary function after pneumectomy in children. J. thorac. Surg. **11** (1942) 529. — Lösche, H.: Methoden zur morphologischen Untersuchung der Lunge. In: Hdb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. VIII₁ (1922) 575. — Longacre, J. J., and Johansmann, R.: Experimental study of fate of remaining lung following total pneumonectomy. J. thorac. Surg. **10** (1940) 131. — Loosli, C. G.: The rabbits lung after phrenicotomy and pneumothorax. Anat. Rec. **62** (1935) 381. — Loosli, C. G., Adams, W. E., and Thornton, jr., T. M.: The histology of the dog's lung following experimental collapse. Anat. Rec. **105** (1949) 696. — Low, F. N.: Electron microscopy of the rat lung. Anat. Rec. **113** (1952) 437. — Ders.: The pulmonary epithelium of laboratory mammals and man. Anat. Rec. **117** (1953) 241. — Madgyshazi, J., und Okos, G.: Nachweisbarkeit von Gefäßsperrungen in der menschlichen Lunge. Zbl. Path. **85** (1944) 227. — Maisin, H.: Le glycogène dans le développement du poumon chez le rat blanc. Cr. Soc. Biol. Paris **146** (1952) 1265. — Marcus, H.: Lungenstudie V. Vergleichende Untersuchungen über die respiratorische Oberfläche und ihr Verhältnis zum Körpergewicht. Morph. Jb. **59** (1928) 561. — Ders.: Lungen. In: Hdb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch) Bd. 3 (1937) 909. — Mehnert, E.: Über topographische Altersveränderungen des Atmungsapparates und ihre mechanischen Verknüpfungen an der Leiche und am Lebenden untersucht. Jena 1901. — Mertz, I.: Eine neue Methode der Lungenvolumenmessung bei Säugetieren. Zool. Jb. (Anat.) **64** (1938) 347 (Inaug.-Diss. erschien 1936). — Miller, W. S.: The lung. C. C. Thomas, Springfield, Ill., 2nd ed., 1947. — Minot, C. S.: Moderne Probleme der Biologie. Jena 1913. — Molthof, K.: Untersuchungen an Pferden über das Verhältnis der Kopfhöhlen- zur Lungenkapazität und Bemerkungen über die letztere im Verhältnis zum Brustraum. Vet.-med. Diss., Tierärztl. Hochsch. Berlin 1910. — Monod, O., et Chazi, S.: Les résections segmentaires du poumon, techniques, indications, résultats. Poumon, Paris **7**: 8, Okt. 1951. — Morison, J. E.: Observations of the lung of the newborn. Amer. J. Path. **23** (1947) 905. — Ders.: Neoprene (Chloroprene) latex casts in study of lungs development. J. Path. and Bact. **60** (1948) 354. — Mühlmann, M.: Über die Ursache des Alters. Wiesbaden 1900. — Müller, O.: Ein Fall von hochgradiger Athrophie der linken Lunge mit compensatorischer Hypertrophie der rechten . . . Inaug.-Diss. Greifswald 1895. — Müller, R. W.: Zur Frage des Wachstums und der Hypertrophie der Lunge. Mschr. Kinderheilk. **85** (1940) 50. — Munk, P.: Über das Epithel der Lungenalveolen. Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. klin. Med. **24** (1862) 603. — Nolten, Inaug.-Diss. Berlin 1898 (zitiert nach Wolff). — Prabody,

F. W., and Wentworth, J. A.: Clinical studies on the respiration. Arch. of int. med. **20** (1917) 443. — Pedace, E. A.: Embryogenesis, observations in first period of human embryo. An d. Inst. invest. fis. apl. a la pat. humana **6** (1944) 321. — Peyser, E., Sass-Kortsák, A., und Verzár, F.: Influence of O₂ content of inspired air on total lung volume. Am. J. Path. **163** (1950) 111. — Policard, A.: Le poumon. Paris 1938. — Ders.: Précis d'histologie physiologique. 5. Ausg. G. Doin et Cie Editeurs, Paris 1950. — Ponfick: Virch. Arch. **50** (1870) (zitiert nach Hilber 1943). — Potter, E. L., and Loosli, C. P.: Prenatal development of the human lung. A. M. A. Am. J. Dis. Child. **82** (1951) 226. — Püschel, E.: Die Lungenvolumina gesunder Kinder. Mschr. Kinderheilk. **63** (1935) 450. — Rabboni, F.: Anatomicohistologic modifications of various organs following lobectomy and pneumectomy. Boll. Soc. ital. biol. sper. **20** (1945) 797; Ann. ital. di. chir. **24** (1947) 66. — Rahn, J.: Über den Einfluß der Fixierung und der Wässerung auf die Struktur des Lungengewebes. Z. wiss. Mikrosk. **61** (1954) 386. — Rienhoff, W. F., Reichert, F. L., and Heuer, G. J.: Compensatory changes in the remaining lung, following total pneumectomy. Bull. Hopkins Hosp. Baltim. **57** (1935) 373. — Riley, R. L., and Coumand, A. F.: Pulmonary function studies in relation to chest surgery. Advance Surg., Vol. 2, 1 (1949). — Ritala, A. M.: Statistische Mittlere Fehler. Akateeminen Kirjakauppa, Helsinki-Helsingfors (Finnland) 1933. — Rohrer, F.: Physiologie der Atembewegung. In: Hdb. d. normalen u. path. Physiologie II, Berlin 1925. — Rossel, G.: Schweiz. med. Wschr. (1931) 793. — Rößle, R.: Wachstum und Altern. Erg. d. allg. Pathol., **18** Teil 2 (1917) 677. — Ders.: Wachstum der Zellen und Organe, Hypertrophie und Atrophie. In: Hdb. d. normalen u. pathol. Physiologie XIV₁, 903, Berlin 1927. — Rößle, R., Klinge, F., und Werthemann, A.: Das Überleben menschlicher Organe. In: Hdb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. VIII, Teil I/II (1927) 1247. — Rößle, R., und Roulet, F.: Maß und Zahl in der Pathologie. Pathologie u. Klinik in Einzeldarstellungen V. Berlin-Wien 1932. — Schour, J., and Massler, M.: The Teeth. In: the rat . . . von Farris and Griffith 1949. — Schulze, Fr. E.: Beiträge zur Anatomie der Säugetierlungen. S.-B. preuß. Akad. Wiss.-Physik.-math. Kl. VI (1906) 225. — Schmid, F.: Physiologische Entwicklung des kindlichen Lungenhilus. Kinderärztl. Praxis **19** (1951) 290. — Semmler, A.: Untersuchungen über die Größenverhältnisse von Herz und Lunge gegenüber Größe, Lebend- und Schlachtgewicht bei zwei verschiedenen Schweinerassen. Vet.-med. Diss., Tierärztl. Hochsch. Bern 1913. — Short, R. H. D.: Alveolar epithelium in relation to growth of the lung. Phil. Trans. roy. Soc. B. **235** (1950) 35. — Ders.: Aspects of comparative lung growth. Proceedings of the royal society B. **140** (1952) 432. — Slonaker, J. R.: The normal activity of the albino rat from birth to natural death, its rate of growth and the duration of life. J. Animal Behavior **2** (1912) 20. — Steinach, E., Heinlein, H., und Wiesner, B. P.: Auslösung des Sexualzyklus, Entwicklung der Geschlechtsmerkmale, reaktivierende Wirkung auf den senilen weiblichen Organismus durch Ovar- und Placentarextrakt. Pflügers Arch. **210** (1925)

598. — Steinach, E., Kun, H., und Hohlweg, W.: Reaktivierung des weiblichen Gesamtorganismus auf hormonalem Wege. Pflügers Arch. (1928) **219** 325. — Stewart, L.: zitiert nach Engel 1950. — Stumpf, J.: Über die quantitative Bestimmung des Luftgehaltes der Lungen, besonders bei Neugeborenen, eine Erweiterung der Schwimmprobe. Münch. med. Wschr. (1905₁) 491. — Stutz, E.: Über die Funktion der Lungenmuskulatur. Beitr. Klin. Tuberk. **105** (1951) 221. — Swigart, R. H., and Kane, D. J.: Electron microscopic observations of pulmonary alveoli. Anat. Rec. **118** (1954) 57. — Tiemann, F.: Wachstum und Hypertrophie der Lunge von Mensch und Tier. Verh. dtsch. Ges. inn. Med. **48** (1936) 217. — Ders.: Über die Sportlunge. Münch. med. Wschr. (1936₂) 1517. — Versteegh, C., and Dijkstra, C.: Anatomical and experimental investigations of the mammalian lung. P. 2 Proc. Ned. Akad. Wet. **45**, (1942) 766, 876. — Verzár, F.: Die Regulation des Lungenvolumens. Pflügers Arch. **232** (1933) 322. — Verzár, F., und Jeker, L.: Die physiologischen Atelektasen. Pflügers Arch. **238** (1937) 379. — Wacholder, K.: Die Vitalkapazität als Maß der körperlichen Leistungsfähigkeit. Klin. Wschr. (1928₁) 295. — Wenzel, M.: Über Form und Funktionsänderungen der verbleibenden Lungen nach Oberlappenlobektomie. Wien. klin. Wschr. (1950) 712. — Wesener, F.: Über die Volumenverhältnisse der Leber und der Lungen in den verschiedenen Lebensaltern. Inaug.-Diss., Marburg 1879. — Wetzel, G.: Die Lufröhre und die Lungen des Kindes. In: Hdb. d. Anat. d. Kindes Bd. 1, 4. Lieferung 1936; Bd. 2, 5. Lieferung 1938. — Whitfield, A. G. W., Waterhouse, J. A. H., and Amott, W. M.: Total lung volume and its subdivisions, study in physiological norms, basic data. Brit. J. Social Med. **4** (1950) 1; **4** (1950) 86. — Wolff, F.: Über Atrophie und kompensatorische Hypertrophie der Lungen. Inaug.-Diss., Greifswald 1902. — Worringen: Sport und Lungenausbildung. Z. physik. Therapie Abt. A **31** (1926) 132. — Young, J. S.: The experimental production of metaplasia and hyperplasia in the serosal endothelium and of hyperplasia in the alveolar epithelium of the lung of the rabbit. J. Path. a. Bact. **31** (1928) 265. — Zeltner, E.: Die Entwicklung des Thorax von der Geburt bis zur Vollendung des Wachstums und ihre Beziehungen zur Rachitis. Jb. Kinderheilk. **78** (1913) Erg.-H. — Zinsser, H.: Ratten, Läuse und die Weltgeschichte. Stuttgart u. Calw 1949.

Die embryonale Entwicklung der Kniegelenkskörper

1. Höhenentwicklung der Condylia femoris et tibiae

2. Die Torsion der Tibia

Von

E. Hipp

Mit 17 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 14. 8. 1954)

A. Problem

Das Genu embryonale wurde in sagittaler Richtung durch frühere Untersuchungen über die Entwicklung der Retroposition und Retroversion der Kniegelenkskörper geklärt. Gegenstand dieser Arbeit sind:

1. das Höhenwachstum der Kniegelenkskörper während der intrauterinen Entwicklung und beim Neugeborenen und
2. der Winkel der Horizontalkomponenten von Schienbeinkopf-Querachse mit der Malleolen-Querachse (Tibia-Torsionswinkel).

B. Untersuchungsmaterial

Zur Untersuchung gelangten 148 Feten und Neugeborene. An den gleichen Extremitäten waren die Untersuchungen über die Entwicklung der Retroposition und Retroversion durchgeführt worden. Die Konservierungs- und Präparationstechnik ist für die vorliegende Untersuchung die gleiche geblieben wie früher.

C. Untersuchungsmethodik

1 a) Höhenwachstum der Kniegelenkskörper und ihre Messung

Die genauesten Angaben über das Höhenwachstum der Kniegelenkskörper erhält man durch die Lagebestimmung der Condylen zur Längsachse des Femur bzw. der Tibia. Durch Messung der Winkel zwischen Femur- bzw. Tibiaschaft und den Epiphysenfugen, sowie zwischen Femur- bzw. Tibiaschaftachse und den

distalen Condylentangenten lässt sich das Wachstum der tibialen und der fibularen Gelenkkörper zahlenmäßig erfassen. 1878 definierte Mikulicz diese Winkel als Femurschaft-EpiphySEN-Winkel und Femurschaft-Kniebasis-Winkel bzw. Tibiaschaft-EpiPHySEN-Winkel und Tibiaschaft-Kniebasis-Winkel (Kniebasis = Verbindungsline der distalen Punkte der Femurcondylen). Die Bezeichnung Femurschaft-Kniebasis-Winkel möchte ich fallen lassen und die Winkel als Schaft-Condylentangenten-Winkel be-

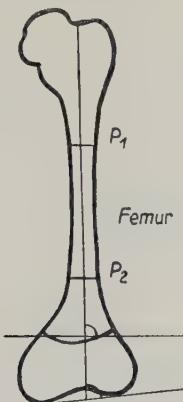


Abb. 1a

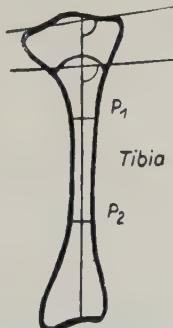


Abb. 1b

Abb. 1a und b. Bestimmung der Schaftachse an Femur und Tibia.

P_1 und P_2 Drittelpunkte der Femurschaftlänge. P_1' und P_2' Drittelpunkte der Tibiaschaftlänge

zeichnen. 1930 gab Boehm bei einigen Feten und Kindern die Höhe der Condylen in Millimeter an. Wie meine Untersuchungen ergaben, genügen zur Bestimmung des Wachstums die besprochenen Winkel. Eine zusätzliche Messung der Höhe in Millimeter erübrigts sich (Abb. 1).

Die in der Literatur angegebenen direkten Meßmethoden von Mikulicz, Boehm und Braun an postembryonalem Material sind bei fetalen Extremitäten nicht möglich. In Frage käme Ausmessung der Winkel an vergrößerten röntgenologischen Aufnahmen. Die Kleinheit der Objekte lässt selbst bei diesen vergrößerten Aufnahmen eine exakte Winkelbestimmung nicht zu; dazu kommt noch die Schwierigkeit der Aufnahmetechnik (Lagerung der Knochen und Bleiumrandung). Die direkte Messung mit einer ähnlichen Meßvorrichtung wie sie zur Bestimmung der Retroversion des Schienbeinkopfes verwendet wurde, erwies sich als die genaueste.

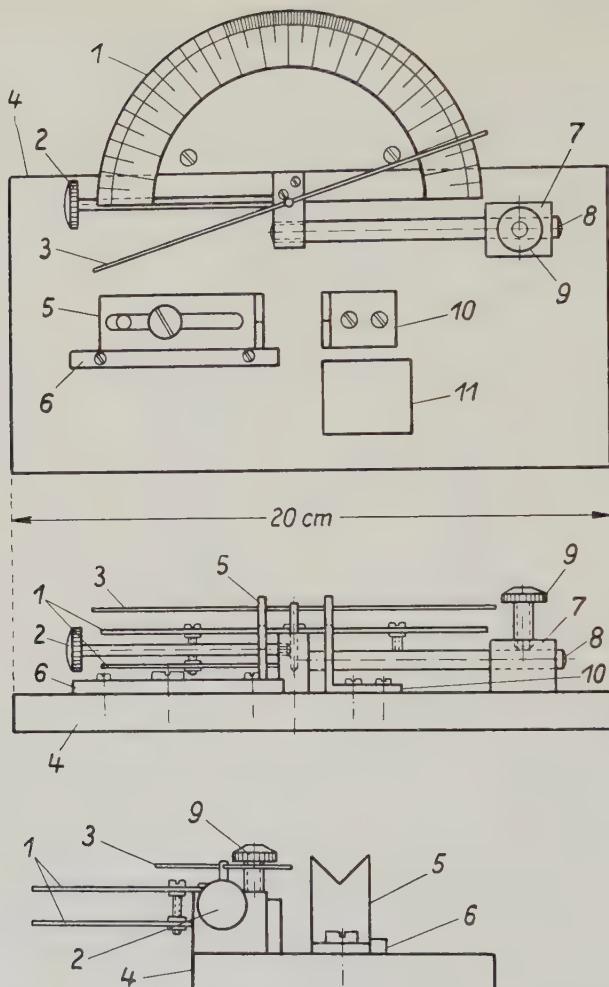


Abb. 2. Apparat zur Messung der Neigungswinkel in Grund- und Aufriß. 1. Winkelmesser; 2. Fixierschraube; 3. Zeiger für den Winkelmesser; 4. Meßtischplatte; 5. Verstellbare Kimme; 6. Anschlag für verstellbare Kimme; 7. Lager für den verschiebbaren Winkelmeßapparat; 8. Laufarm für den verschiebbaren Winkelmeßapparat; 9. Fixierschraube für den Laufarm; 10. nicht verstellbare Kimme; 11. Beleuchtungsanlage mit Mattscheibe

1 b) Messung der Schaft-Epiphysen-Winkel und Schaft-Condylentangenten-Winkel (Abb. 2)

Femur und Tibia wurden gedrittelt, die Drittelpunkte markiert und in diesen Punkten in die entsprechend verstellten Kimmen eingelegt (5 und 10 der Abb. 2). Der im Lager (7) verschiebbare Laufarm (8) mit Winkelmeßapparat wurde in Höhe der Schaft-

Epiphysenlinien oder der Condylentangentenlinie fixiert (9). Den Zeiger des Winkelmeßapparates legte ich an die distalen Punkte der Femurcondylen, oder beim Tibiakopf bis an die Halbierungspunkte der proximalen Tibiakopf-Gelenksflächen. Am Winkelmesser konnte dann der jeweilige Neigungsgrad abgelesen werden, und zwar bestimmte ich immer die Außenwinkel. Die Messung der Schaft-Epiphysen-Winkel wurde in entsprechender Weise vorgenommen.

1 c) Genauigkeit der Meßmethode

Zur Kontrolle der Messung wurden Femora und Tibiae bis zu 10-fach vergrößert projiziert und Umrißzeichnungen angefertigt. In diesen Zeichnungen wurden die Schaftachsen und Condylen-

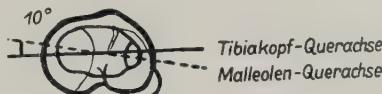


Abb. 3. Bestimmung der Tibiakopf-Querachse (ausgezogen) und der Malleolen-Querachse (gestrichelt)

tangenten bzw. Epiphysenlinien eingetragen. Bei der Messung dieser Winkel ergab sich eine Abweichung von höchstens $\pm 0.3^\circ$ bei jeder einzelnen Messung. Es konnten also mit der Meßvorrichtung auf $\pm 0.3^\circ$ genau die Winkel angegeben werden.

2 a) Torsion der Tibia und ihre Messung

Von einer Nulltorsion spricht man, wenn die Querachsen des proximalen und des distalen Tibiagelenkes in einer Ebene liegen. Ist die Querachse des distalen Gelenkes gegenüber der des proximalen Gelenkes nach einwärts gedreht, so spricht man von einer Einwärtstorsion, der Winkel wird negativ angegeben. Der Torsionswinkel ist positiv, wenn die distale Querachse nach auswärts gedreht ist (Außentorsion). Von früheren Autoren angegebene Methoden zur Bestimmung der Tibiatorsion sind an fetalen Tibiae nicht möglich. Das Problem der Torsionsmessung liegt wiederum in der Kleinheit der Objekte, in der verschiedenen Größe der einzelnen Knochen und im Finden gut darstellbarer Fixpunkte, von denen aus die Querachsen des proximalen und des distalen Tibiagelenkes bestimmt werden können. Als Querachse der proximalen Gelenkfläche wurde die Linie angenommen, welche die beiden Gelenkflächen halbiert (Abb. 3). Die Halbierungspunkte wurden

mit der Schublehre festgelegt und markiert. Braune gab die Ansatzpunkte der Ligamenta collateralia als die günstigsten Fixpunkte an, bei der fetalen Tibia können diese Punkte nicht verwertet werden. Die Querachse des distalen Tibiagelenkes läßt sich am besten durch die Malleolenspitzen bestimmen. Dazu ließ ich Fibula und Tibia in der auch schon beim Feten gut ausgebildeten Bandverbindung der Ligamenta tibiofibularia. Die Mittelpunkte der Malleolen wurden mit der Schublehre ausgemessen und markiert.

Die direkte Messung des Winkels zwischen den beiden Querachsen mit einem eigens dazu konstruierten Meßapparat zeigte sich nach mehreren anderen Versuchen als die genaueste.

2 b) Messung der Tibiitorsion mit der Vorrichtung (Abb. 4)

Zur Messung der Torsion wurde nach Bestimmung der Gelenkquerachsen mittels Schublehre die Tibia im distalen Gelenk in die Malleolenklemme eingespannt (4 Abb. 4). Die Malleolenklemmen wurden nach jeder Verstellung mit der Wasserwaage eingewogen. Der Meßtisch (5 Abb. 4) wurde je nach Länge der Tibia auf dem Laufarm (2 Abb. 4) verstellt und die Meßtischplatte an die proximale Tibiagelenkquerachse angelegt. An dem am Stativ angebrauchten Winkelmesser war dann der Torsionsgrad abzulesen.

2 c) Genauigkeit der Meßmethode

Die objektiven Meßfehler können durch die entsprechende Konstruktion und die exakte feinmechanische Ausführung vernachlässigt werden (Bohrungen und Fräslagen auf $1/10$ mm genau). Die subjektiven Meßfehlermöglichkeiten wurden durch verschiedene Kontrollmesser erfaßt und ausgewertet. Sie liegen, wie die Statistik ergab, bei den einzelnen Messern je Messung bei $\pm 0,5^\circ$. Die subjektiven Meßfehler liegen also mehr als eine Größenordnung unter den bestimmten Winkelmaßen. Es konnte daher mit hinreichender Genauigkeit (auf $\pm 0,5^\circ$ sicher) gemessen werden.

D. Höhenentwicklung der Kniegelenkskörper

Vor mehr als 80 Jahren erwähnten Langer, Hyrtl, Luschka und Merkel, daß der tibiale Femurcondylus weiter nach distal reiche als der fibulare und daß die Condylentangente mit der Horizontalen einen Winkel von 0° bis 6° bilde. Schmidt

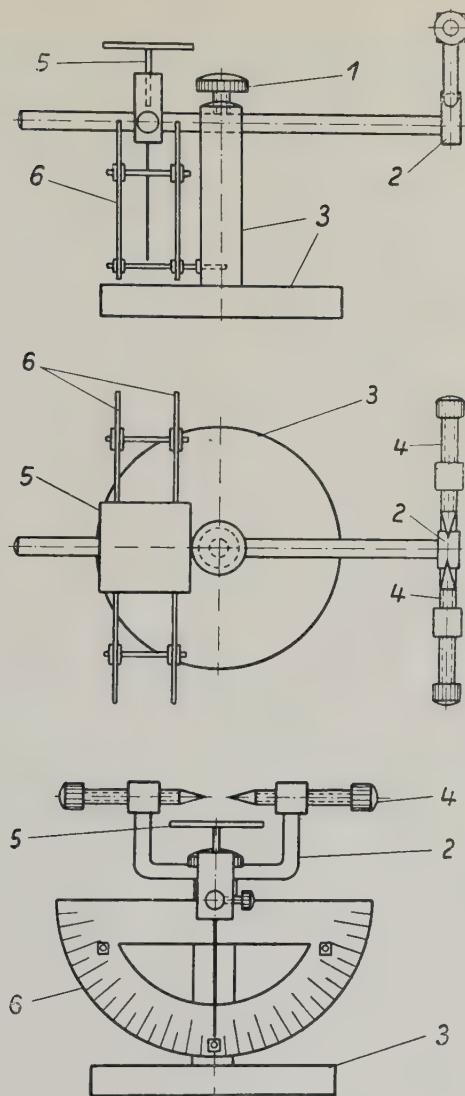


Abb. 4. Apparat zur Messung des Torsionswinkels in Grund- und Aufriß. 1. Feststellschraube für den Laufarm mit Meßvorrichtung; 2. Verschiebbarer Laufarm für die Meßvorrichtung; 3. Stativ für den Meßapparatur; 4. Durch Gewinde verstellbare Malleolenklemme; 5. Drehbares und verschiebbares Auflagetischchen für das proximale Tibiagelenk mit Zeiger für den Winkelmeß器 und Feststellschraube für Auflagetischchen und Zeiger; 6. Zwei Winkelmeß器 im Abstand von 2 cm

fand etwas größere Winkel. 1878 schrieb Mikulicz die grundlegende Arbeit über das Kniegelenk des Erwachsenen. Er sah 116 Kniegelenke (58 %) ideal gebaut, d. h. die Direktionslinie verläuft

bei diesen Extremitäten durch die Gelenkmittelpunkte. Der Condylentangenten-mech.-Femurachsen-Winkel beträgt 79° — 80° . Der Winkel zwischen anatomischer und mechanischer Femurachse beträgt nach seinen Messungen 5° — 7° . Demzufolge ergibt sich zwischen anat. Femurachse und Tibiaachse ein nach außen offener Winkel von 172° — 176° (Außenwinkel oder physiologischer Abduktionswinkel). 42 % der untersuchten Extremitäten wiesen einen Abduktionswinkel von 167° — 180° auf. Der Femurschaft-Epiphysenwinkel ist ungefähr 2° kleiner, grundsätzlich korrespondiere er mit dem Kniebasis-Femurschaftwinkel. Nach Albrecht hängt die Differenz von der Art der Krümmung der Condylen ab. Fick, v. Lanz und andere Hand- und Lehrbuchautoren geben gleichlautende Winkelmaße an. 1932 befaßt sich Boehm in seiner Monographie über das menschliche Bein mit der Entwicklung der Kniegelenkskörper Jugendlicher und Feten. (Die einzelnen Befunde werden später erwähnt.) Während der Embryonalzeit beobachtet er einen stumpfwinkeligen Ansatz der Femur- und Tibia-Epiphysen an den Knochenschäften. Nach der Geburt sah er den stumpfwinkeligen Ansatz an der Tibia länger bestehen. Der Femur-Epiphysenübergang wird in den ersten Lebensjahren spitzwinkelig (Femur valgum). Auch die Epiphysen wandeln sich während des Wachstums. Der bei Geburt noch höhere tibiale Condylus am Femur wird niedriger, der fibulare Condylus nimmt zu an Höhe und Breite. Am Tibiakopf geht die Umwandlung umgekehrt vor sich. Es besteht also in utero, von der Direktionslinie ausgehend, eine Lateralverlagerung des Kniegelenkes (Genu varum), hervorgerufen durch den stumpfwinkeligen Ansatz der Epiphysen und das Überwiegen des fibularen Condylus am Tibiakopf. In den Kinderjahren verschwindet die Tibiakopfasympmetrie, der Schaft-Epiphysenübergang wird fast rechtwinkelig (Tibia recta). Das Genu ist valgisch geworden.

Böttcher, Girard und Ogston suchten schon vor mehr als hundert Jahren die Ursache beim jugendlichen X-Bein in einer Höhenverminderung der äußeren Condylenhälften an Femur und Tibia. Boehm und Bragard wiesen bei kindlichen epiphysären X-Beinen auf einen kleinen fibularen Condylus am Femur hin. Sie sprachen von einem Stehenbleiben des Condylus fibularis femoris auf embryonaler Entwicklungsstufe. Girardi diskutiert ebenfalls eine Entwicklungsbehemmung des Condylus beim epiphysären X-Bein. Die folgenden Untersuchungen werden den Ent-

wicklungsverlauf der Kniegelenkskörper in den einzelnen Embryonalmonaten zu klären versuchen, um eine gesicherte Basis für das Problem der Hemmungsmissbildung zu schaffen.

1. Die Höhenentwicklung der Femurendylen

Zur Beurteilung des Höhenwachstums der Femurendylen wurden bei den 296 zur Untersuchung herangezogenen Femora Femurschaft-Condylentangenten-Winkel und Femurschaft-EpiphySEN-Winkel gemessen. Der Femurschaft-EpiphySEN-Winkel gibt Auskunft über den Verlauf der EpiphySENfuge, der Femurschaft-Condylentangenten-Winkel über die Lage der CondyleN zur Femurschaftachse. Diese beiden Winkel lassen das Wachstum vollends kontrollieren. Wie schon erwähnt, fanden Boehm und v. Lanz bei einigen Feten und Neonati einen stumpfwinkeligen Ansatz der CondyleN am Schaft. Ferner war der tibiale Condylus bedeutend höher als der fibulare. Dies waren aber Einzelbefunde und man kann nur mit geringer Wahrscheinlichkeit auf den wirklichen Entwicklungsgang schließen. Die Wahrscheinlichkeit wird größer durch Berücksichtigung eines großen Materials, daß sich auf die einzelnen Embryonalmonate gleichmäßig verteilt. Zudem ist dann eine monateweise variationsstatistische Auswertung der Einzelbefunde unerlässlich, denn erst dadurch wird die entsprechende Gewichtigkeit dieser Befundzahlen erreicht. Um einen Einblick in die Auswertungsmethodik zu bekommen, möchte ich wiederum die Meßergebnisse im VII. Embryonalmonat im einzelnen anführen. In den übrigen Embryonalmonaten werden jeweils die mittleren Durchschnittswerte, die obere und untere Grenze der mittleren Schwankung und die obere und untere Grenze der äußersten Schwankung, wie sie nach E. Weber berechnet wurden, angegeben. Die Meßbefunde im IV.—VI. Embryonalmonat liegen im Anatomischen Institut der Universität München zur Einsicht aus.

- a) Im VII. Embryonalmonat wurden die Messungen an 30 Embryonen durchgeführt (männlich 15, weiblich 15) (Tabelle 1).
- b) Die mittleren Durchschnittswerte im IV.—X. Embryonalmonat sind aus Tabelle 2 zu ersehen.
- c) Bei der Betrachtung der Meßbefunde auf Seitenunterschiede hin ergeben sich folgende Durchschnittswerte (Tabelle 3).

Tabelle 1

Nr.	Scheitel steißlänge cm	Ge- schlecht	Femurschaft-Con- dylentang.-Winkel Grad		Femurschaft- Epiphysen-Winkel Grad	
			rechts	links	rechts	links
51	18,5	m	83	85	86	90
52		f	85	86	90	90
53	19	m	80	82	90	91
54		m	86	88	90	93
55	19,5	f	84	83	85	90
56	20	m	86	88	90	91
57		m	79	85	88	92
58	20,5	f	83,5	84	89	89,5
59	21	f	88	89	89,5	93
60		m	84	84	87,5	88,5
61	21,5	m	82	85	87,5	90
62		f	78	88,5	89	92
63		m	84	85	88	92
64		f	81	80,5	89	89
65		m	82	85	86	88
66	22	f	85	87	89	91
67		f	83,5	85	90	91
68		f	83,5	85,5	85	90
69		m	86	87	88,5	91
80	22,5	f	86	88	89,5	92
70		f	86,5	88,5	88,5	92
71		f	85	87	87	92,5
72		m	83	83	87	87,5
73	23	f	84	85	90	91
74		m	86	87	89	91
75		m	84,5	90	89,5	94
76		f	85	85	90	90
77		m	82,5	83,5	86	87,5
78		m	83,5	87	85	89
79		f	85	87	88	91

Die aus Tabelle 1 errechneten Durchschnittswerte:

Femurschaft-Condylentangenten-Winkel:

1. Mittlerer Durchschnittswert: 85° ; 2. Obere Grenze der mittleren Schwankung $86,5^\circ$; 3. Untere Grenze der mittleren Schwankung $82,5^\circ$; 4. Oberer Grenzwert 90° ; 5. Unterer Grenzwert 78° .

Femurschaft-Epiphysen-Winkel:

1. Mittlerer Durchschnittswert $89,5^\circ$; 2. Obere Grenze der mittleren Schwankung 91° ; 3. Untere Grenze der mittleren Schwankung 87° ; 4. Oberer Grenzwert 94° ; 5. Unterer Grenzwert 85° .

Tabelle 2

Monat	MDW Grad	OGSBr Grad	UGSBr Grad	OGr Grad	UGr Grad
IV	80,5	82	79	84	77
V	83	85	81	90	80
VI	85	87	82,5	90	78,5
VII	85	86,5	82,5	90	78
VIII	85,5	88	83	90	75
IX	85	87,5	83	89,5	80
X	85,5	88	84	90	82

MDW = Mittlerer Durchschnittswert; OGr = Obere Grenze der äußersten Schwankung; UGr = Untere Grenze der äußersten Schwankung; OGSBr = Obere Grenze der mittleren Schwankungsbreite; UGSBr = Untere Grenze der mittleren Schwankungsbreite.

Tabelle 3

Monat	MDW Grad rechts	OGr Grad	UGr Grad	MDW Grad links	OGr Grad	UGr Grad
IV	80,5	82,5	87	80,5	84	78
V	81	84	80	84	90	81
VI	83	86	78,5	86	90	92
VII	84	88	78	86	90	80,5
VIII	85	90	79	87	90	75
IX	84	89,5	80	87	89	83,5
X	84	87	82	86,5	87,5	84

d) Durchschnittswerte bei den beiden Geschlechtern (Tabelle 4).

Tabelle 4

Monat	MDW Grad männlich	OGr Grad	UGr Grad	MDW Grad weiblich	OGr Grad	UGr Grad
IV	80	82	77	81,5	84	79
V	82,5	90	80	82,5	85	80
VI	83,5	88	78,5	84,5	90	80
VII	85	90	79	85	90	78
VIII	85	90	75	86	90	83
IX	85	89	80	85	90	82
X	85	87,5	82	85,5	88	82,5

e) Die Veränderung des Femurschaft-Condylentangenten-Winkels während der Embryonalzeit möchte ich durch Bänderkurven darstellen (v. Lanz 1950). Um ein anschauliches Gesamtbild von der Lage der Condylen zur Femurschaftachse entwickeln zu können, bringe ich auch bereits bekannte Meßergebnisse im Kindesalter und beim Erwachsenen zur Darstellung (Mikulicz, Boehm und v. Lanz). Diese Maße stützen sich teilweise nur auf Einzelbefunde und können daher nur mit Vorbehalt verwertet werden. Untersuchungen an großem Material werden den Femurschaft-Condylentangenten-Winkel erst endgültig festlegen. Die

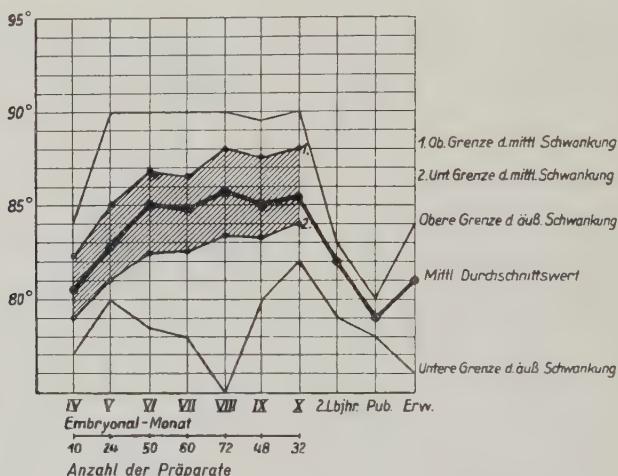


Abb. 5. Bänderkurve von der Höhenentwicklung der Femurcondylen (Femurschaft-Condylentangenten-Winkel)

Bänderkurve (Abb. 5) bringt die Ergebnisse oben erwähnter Autoren mit zur Darstellung. Wie die Außenbänder zeigen — nicht getönte Streifen zwischen oberer und unterer Grenze der äußersten Schwankung und oberer und unterer Grenze der mittleren Schwankung —, ist die Streuung von der zweiten Hälfte der Embryonalzeit bis zur Geburt groß. Ganz besonders groß ist die Streuung im VIII. Embryonalmonat. Wir sehen hier einerseits Femora mit gleichhohen Condylen (Femurschaft-Condylentangenten-Winkel 90°), andererseits asymmetrische Condylen mit einem Winkel von 75° . Bei der Geburt ist die Streuungsbreite wieder kleiner und beträgt in den folgenden Jahren nur noch zwischen 2 und 5° , beim Erwachsenen schließlich 8° . Die Kurve der mittleren Durch-

schnittswerte veranschaulicht die Größe der Winkel bei der Mehrzahl der Femora. Im IV. Embryonalmonat ist der Femurschaft-Condylentangenten-Winkel mit $80,5^\circ$ klein. Zu dieser Zeit reicht der tibiale Condylus sehr weit nach distal. Bis zum VI. Embryonalmonat steigt die Kurve steil an und erreicht nach wellenförmigem Verlauf im VIII. Monat den höchsten Punkt bei fast 86° . Bis zur Geburt verläuft die Kurve leicht fallend (85°). Das Kurvenband der mittleren Schwankung — zwischen oberer und unterer Grenze der mittleren Schwankung — hält sich an die Richtung der Mittelwertkurve und ist in allen Monaten fast gleich breit. Die kleinste Schwankungsbreite liegt mit 3° im IV. Embryonalmonat, die größte mit $4,5^\circ$ im VIII. Monat. Dieses relativ schmale Band der mittleren Schwankung gilt als Beweis dafür, daß die Zahl der untersuchten Extremitäten ausreichend ist. Postnatal wird die mittlere Schwankungsbreite nicht berücksichtigt. Die mittleren Durchschnittswerte wie auch die Grenzen der äußersten Schwankung zeigen einen eindeutigen Abfall der Kurven bis zur Pubertät. Beim Erwachsenen liegt der Durchschnittswert um 2° höher.

Der *tibiale Condylus* ist demnach bei mehr als 95 % der Femora höher und wie die Präparate zeigen auch breiter. Nur bei insgesamt vier Streuwerten im V., VI., VII. und VIII. Embryonalmonat sind die beiden Condylen gleich hoch. Nach der Geburt macht sich beim tibialen Condylus ein gewaltiges Wachstum bemerkbar, das bis zur Pubertät zu einer beträchtlichen Condylen-asymmetrie führt. Beim Erwachsenen ist die Asymmetrie etwas zurückgegangen, ist jedoch noch fast so groß wie ich sie im IV. Embryonalmonat messen konnte. Nach diesen Erläuterungen kann man sagen, daß der *tibiale Condylus* im allgemeinen den fibularen an Höhe und Breite übertrifft. Am größten ist die Höhendifferenz im IV. Embryonalmonat und in den Jahren nach der Geburt, weniger groß ist die Differenz im V. Embryonalmonat und am geringsten in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft.

f) Seitenunterschiede (Abb. 6).

Wie Abb. 6 zum Ausdruck bringt, scheint der Höhenunterschied der Schenkelrollen auf der rechten Seite größer zu sein. Bei genauerer Betrachtung der Präparate stellt sich heraus, daß bei mehr als 15 % eine starke bilaterale Asymmetrie vorhanden ist, die zum Teil für die Dehiszenz der Mittelwertkurve verantwortlich sein dürfte. Um eine endgültige bilaterale Asymmetrie in der Höhenentwicklung der Femurcondylen beweisen zu können, sind aus-

gedehnte Untersuchungen an Kindern und bei Jugendlichen erforderlich. Auffallend bleibt jedoch für die Embryonalzeit das geringere Höhenwachstum und die stetigere Zunahme des Wachstums beim fibularen Condylus auf der rechten Seite.

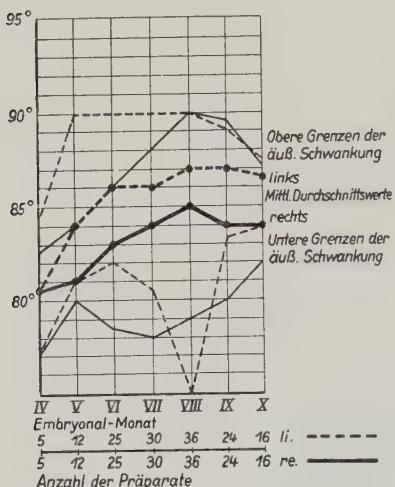


Abb. 6. Bänderkurve von der Höhenentwicklung der Femurcondylen (Seitenunterschiede des Femurschaft-Condylentangenten-Winkels)

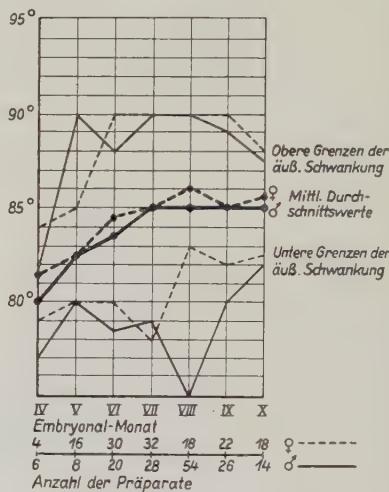


Abb. 7. Bänderkurve von der Höhenentwicklung der Femurcondylen (Geschlechtsunterschiede des Femurschaft-Condylentangenten-Winkels)

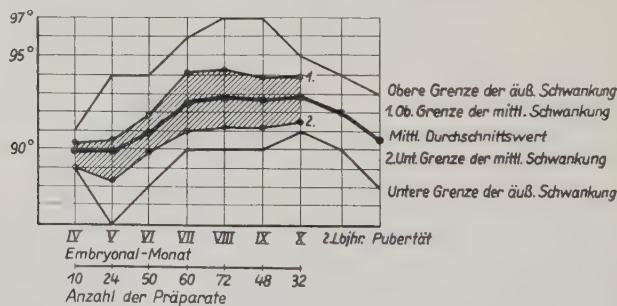


Abb. 8. Bänderkurve von der Veränderung der Femurschaft-Epiphyesenfuge (Femurschaft-Epiphyesen-Winkel)

g) Geschlechtsunterschiede (Abb. 7).

Im IV., VI., VIII. Embryonalmonat und bei der Geburt ist die Höhendifferenz der Femurcondylen beim weiblichen Geschlecht durchschnittlich geringer. Ferner ist beim männlichen Geschlecht in den letzten vier Monaten vor der Geburt das Höhenverhältnis der Condylen im allgemeinen konstant.

h) Femurschaft-Epiphyesen-Winkel (Abb. 8).

Tabelle 5

Monat	MDW Grad	OGSBr Grad	UGSBr Grad	OGr Grad	UGr Grad
IV	88,5	90	88	91	87
V	89	90	96	94	84
VI	90	92,5	88	98	83,5
VII	89,5	91	87	94	85
VIII	90	92,5	88,5	94	86,5
IX	90	92,5	88	99	86
X	90,5	92	90	93	87

Bei mehr als der Hälfte verläuft der Femurschaft-Epiphysenübergang ungefähr rechtwinkelig. Für diese Tatsache spricht auch das Band der mittleren Schwankung, das in allen Monaten annähernd gleich breit ist und dessen Grenzen mit der Kurve der mittleren Durchschnittswerte identisch laufen. Erwähnenswert sind Extremwerte, die $83,5^\circ$ als unterer Grenzwert und 99° als oberer Grenzwert betragen können. Ähnliche Befunde werden Boehm veranlaßt haben, von einem stumpfwinkeligen Verlauf der Femur-Epiphysenfuge zu sprechen. Erst bei diesen größeren Untersuchungen ließen sich diese großen Winkel als Extremwerte erkennen. Daß auch Femora mit einem spitzwinkeligen Ansatz der Epiphysen vorkommen, kann auf der Bänderkurve abgelesen werden. Im allgemeinen verläuft die Femur-Epiphysenfuge fast rechtwinkelig. Es kommen aber in allen Embryonalmonaten stumpfwinkelige wie auch spitzwinkelige Femurschaft-Epiphysenübergänge vor.

2. Höhenwachstum der Schienbeincondylen

Das Wachstum der Condylen am Schienbeinkopf ist, wie bereits diskutiert wurde, durch den Tibiaschaft-Condylentangenten-Winkel und durch den Tibiaschaft-Epiphysen-Winkel hinreichend zu beurteilen. Boehm und v. Lanz maßen bei einigen Feten und Neugeborenen höhere fibulare Condylen. Der Tibiaschaft-Epiphysenübergang war bei diesen Präparaten mit 99° bzw. 101° stumpfwinkelig. Im Kindesalter, beim Jugendlichen und beim Erwachsenen stellten Mikulicz, Boehm und v. Lanz ebenfalls einen höheren fibularen Condylus fest. Die Femurschaft-Epiphysenfuge verlief bei diesen Femora beinahe rechtwinkelig. (Diese Ergebnisse werden bei den Bänderkurven

Tabelle 6

Nr.	Scheitel- steißlänge cm	Ge- schlecht	Tibiaschaft-Con- dylentang.-Winkel		Tibiaschaft- Epiphysen-Winkel	
			Grad rechts	links	Grad rechts	links
51	18,5	m	98	98	94	94
52		f	98	97	91	91
53	19	m	94	93	90	90
54		m	96	95	90	91
55	19,5	f	96	98	90	92
56	20	m	101	101	95	95
57		m	95	97	91	91
58	20,5	f	95	94	91	92
59	21	f	90	92	90	90
60		m	101	99	95	96
61	21,5	m	99	96	94	94
62		f	93	94	90	93
63		m	97	97	92	92
64		f	96	96	93	93
65		m	98	95	92	92
66	22	f	98	98	92	92
67		f	96	95	93	94
68		f	97	97	94	94
69		m	99	100	93	96
80	22,5	f	97	97	90	92
70		f	98	100	91	94
71		f	96	97	95	96
72		m	96	96	93	92
73	23	f	102	101	93	95
74		m	100	100	93	93
75		m	99	100	92	95
76		f	98	98	91	92
77		m	98	99	93	94
78		m	102	96	94	95
79		f	97	99	90	92

Die aus Tabelle 6 errechneten Durchschnittswerte:

Tibiaschaft-Condylentangenten-Winkel:

- Mittlerer Durchschnittswert: $97,3^\circ$;
- Obere Grenze der mittleren Schwankung: $99,2^\circ$;
- Untere Grenze der mittleren Schwankung: $95,4^\circ$;
- Oberer Grenzwert: 102° ;
- Unterer Grenzwert: 90° .

Tibiaschaft-Epiphysen-Winkel:

- Mittlerer Durchschnittswert: $92,5^\circ$;
- Obere Grenze der mittleren Schwankung: $94,1^\circ$;
- Untere Grenze der mittleren Schwankung: 91° ;
- Oberer Grenzwert: 96° ;
- Unterer Grenzwert: 90° .

berücksichtigt). Meine Befunde gebe ich im einzelnen nur im VIII. Embryonalmonat an. In den übrigen Embryonalmonaten werden die variationsstatistischen Mittelwerte und die Grenzen der Streuung in Tabellen zusammengefaßt.

- a) Im VII. Embryonalmonat wurden die Messungen an 30 Feten durchgeführt; (männlich 15, weiblich 15) (Tabelle 6).
- b) Die mittleren Durchschnittswerte im IV. bis zum X. Embryonalmonat sind aus Tabelle 7 zu ersehen.

Tabelle 7

Monat	MDW Grad	OGSBr Grad	UGSBr Grad	OGr Grad	UGr Grad
IV	91,3	92,5	90,5	93	90
V	91,1	93	90,1	96	87
VI	94,3	97,1	91,9	103	89
VII	97,3	99,2	95,4	102	90
VIII	99,1	101,1	97,1	105	94
IX	99	100,4	97	104	93
X	99,9	101,9	98,6	104	96

- c) Bei der Betrachtung der Meßbefunde auf Seitenunterschiede hin ergeben sich folgende Werte (Tabelle 8):

Tabelle 8

Monat	MDW Grad rechts	OGr Grad	UGr Grad	MDW Grad links	OGr Grad	UGr Grad
IV	91,2	92	90	91,4	93	90
V	91,4	94	88	91,1	96	87
VI	94,8	103	90	94,4	100	89
VII	97,3	102	90	97,1	101	92
VIII	99,2	104	94	99,1	105	95
IX	99,3	104	96	98,6	104	93
X	100,3	104	98	99,3	103	96

- d) Durchschnittswerte bei den beiden Geschlechtern (Tab. 9). Die aus den Befunden der postnatalen Entwicklung errechneten Durchschnittswerte und meine Ergebnisse in einer Bandkurve zusammengestellt, ergeben Abb. 9. In den frühen Embryonalmonaten und nach der Geburt ist die Streuung gering, in den übrigen Embryonalmonaten nimmt sie etwas zu, beträgt aber nie

Tabelle 9

Monat	MDW Grad männlich	OGr Grad	UGr Grad	MDW Grad weiblich	OGr Grad	UGr Grad
IV	91,2	92	91	91	93	90
V	92,1	96	90	90	92	87
VI	93,8	97	89	95,3	103	90
VII	97,8	102	93	97	102	90
VIII	99	104	94	99,9	105	95
IX	99,3	104	96	98,1	101	93
X	100	103	97	99,7	104	96

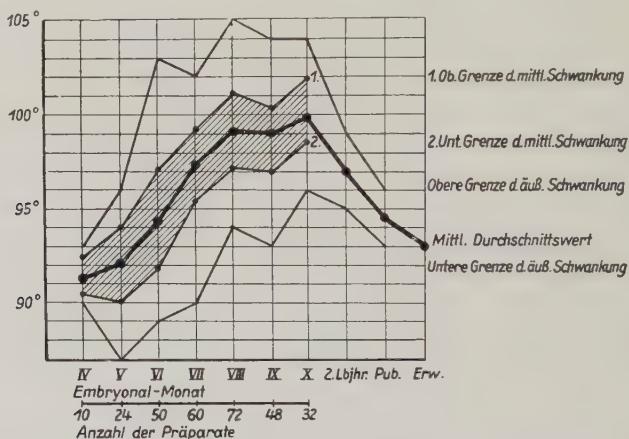


Abb. 9. Bänderkurve von der Höhenentwicklung der Schienbeincondylen (Tibiaschaft-Condylen-tangenten-Winkel)

mehr als 12°. Bis zum VI. Embryonalmonat sind in Extremfällen höhere tibiale Condyle oder gleichhohe Condyle möglich. Vom VIII. Monat an ist dann der fibulare Condylus bei allen gemessenen Präparaten höher. Die Mittelwertkurve steigt nach einem flachen Verlauf vom IV. zum V. Embryonalmonat in den folgenden drei Monaten steil an (99°). Anschließend bewegt sich die Kurve auf gleicher Höhe und erreicht bei der Geburt ihren höchsten Wert bei fast 100°. Im Kindes- und Jugendlichenalter sind die mittleren Durchschnittswerte wie im VII. und VI. Embryonalmonat. Beim Erwachsenen liegen die Durchschnittswerte noch etwas niedriger. Das Band der mittleren Schwankung ist durchwegs schmal und hält sich an den Verlauf der Mittelwertkurve. Auch bei der mittleren Schwankungsbreite ist die Verzögerung des Höhenwachstums zwischen VIII. und IX. Embryonalmonat deutlich zu er-

kennen. (Ähnliche Wachstumsverzögerungen zu dieser Zeit konnte ich bei der Entwicklung der Retroposition der Femurcondylen und des Tibiakopfes eruieren). Es geht also das Höhenwachstum der beiden Tibiacondylen nicht gleichmäßig vor sich. Abgesehen von einigen Präparaten im IV., V., VI. und VII. Embryonalmonat ist der fibulare Tibiacondylus höher und nach oben konvex gekrümmmt. Von der zweiten Hälfte der intrauterinen Zeit an wächst der fibulare Condylus besonders stark. Bei der Geburt ist die Condylenasymmetrie am größten. Nach der Geburt gleicht sich

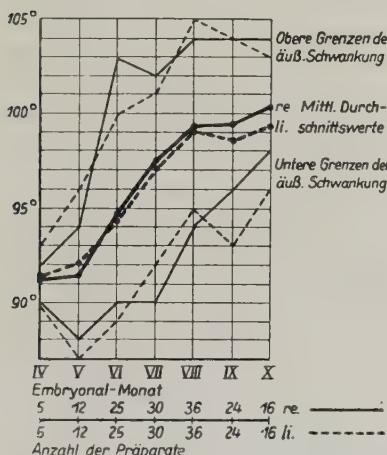


Abb. 10. Bänderkurve von der Höhenentwicklung der Tibiacondylen (Seitenunterschiede des Tibiaschaft-Condylentangenten-Winkels)

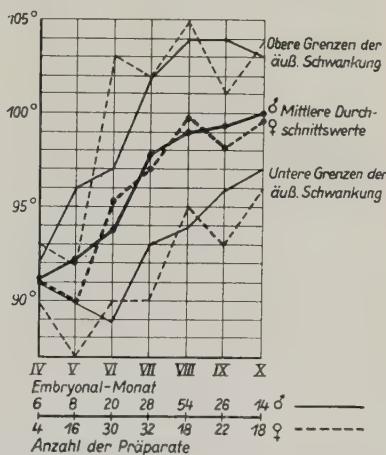


Abb. 11. Bänderkurve von der Höhenentwicklung der Tibiacondylen (Geschlechtsunterschiede des Tibiaschaft-Condylentangenten-Winkels)

diese Asymmetrie am Schienbeinkopf durch eine Höhen- und Breitenzunahme des tibialen Condylus etwas aus, erreicht aber selbst beim Erwachsenen nicht die Ausmaße des fibularen Condylus.

e) Seitenunterschiede (Abb. 10).

Wie beim Wachstum der Condyle am Oberschenkel, so besteht ohne Zweifel ein Seitenunterschied in der Ausformung der Tibiacondylen. In der zweiten Hälfte der Embryonalzeit läßt sich auf der rechten Seite am fibularen Condylus eine stärkere Wachstumstendenz erkennen. Die Grenzwerte sind unauffällig. Grundsätzlich kann auf Grund der Spaltung der Mittelwertkurven eine bilaterale Asymmetrie im Wachstum der Condyle des Tibiakopfes nicht anerkannt werden.

f) Geschlechtsunterschiede (Abb. 11).

Wie die Mittelwertkurven hervorheben, verläuft das Höhenwachstum beim weiblichen Geschlecht nicht ganz so gleichmäßig wie beim männlichen. Bei letzterem ist auch am Tibiakopf, wie bei den Femurcondylen, das Höhenverhältnis der Condylen vom VII. Embryonalmonat an ziemlich konstant.

g) Tibiaschaft-Epiphysen-Winkel.

Tabelle 10 bringt die mittleren Durchschnittswerte des Tibiaschaft-Epiphysen-Winkels während der Embryonalzeit.

Tabelle 10

Monat	MDW Grad	OGSBr Grad	UGSBr Grad	OGr Grad	UGr Grad
IV	88,9	90,2	89	91	89
V	88,9	90,5	88,3	94	86
VI	90,9	91,8	89,8	94	88
VII	92,5	94,1	91	96	90
VIII	92,8	94,2	91,2	97	90
IX	92,7	93,9	91,2	97	90
X	92,9	93,9	91,5	95	91

Beim Großteil der Feten im IV., V. und VI. Embryonalmonat und bei Jugendlichen zur Zeit der Pubertät verläuft die Epiphysenfuge fast rechtwinkelig. In den letzten vier Embryonalmonaten bildet der Epiphysenübergang einen nach außen offenen stumpfen Winkel. Im VII. Monat ist der Tibiaschaft-Epiphysen-Winkel durchschnittlich so groß wie in den Jahren nach der Geburt. Auffallend ist ferner die konstante Größe dieses Winkels in den letzten vier Monaten vor der Geburt. Mehr als 90 % der über 200 gemessenen Tibiae weisen zu dieser Zeit einen Tibiaschaft-Epiphysen-Winkel zwischen 91 und 94° auf (Abb. 12). Bis zum VII. Embryonalmonat kommen als untere Grenzwerte Epiphysenfugen mit einem spitzen Winkel bis zu 86° vor. Andererseits sind in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft Grenzwerte mit einem stumpfen Winkel von über 95° zu messen.

Zusammenfassend lässt sich sagen: Der Tibiaschaft-Epiphysen-Winkel liegt bis zum VII. Embryonalmonat im allgemeinen um die 90° Grenze. In den folgenden Monaten, nach der Geburt und beim Jugendlichen beträgt der Winkel, mit Ausnahme einzelner Präparate, mehr als 90°.

Die optische Pyramide (Abb. 13) zeigt die Formen der embryonalen Kniegelenke im IV., VII. und X. Embryonalmonat. Alle Umrisse sind von einzelnen, den jeweiligen Zahlenwerten entsprechenden, zusammengehörigen Skeletteilen abgenommen. Entscheidend sind die in der Mitte der Abb. 13 untereinander gezeichneten mittleren Durchschnittswerte. Im IV. Embryonalmonat ist das Genu bei einem Femurschaft-Condylentangenten-Winkel von $80,5^\circ$, einem Tibiaschaft-Condylentangenten-Winkel von 91° , also bei einem Abduktionswinkel von insgesamt 171° im Durchschnitt valgisch. Im VII. Embryonalmonat ist das Knie durch ein stärkeres Wachstum der fibularen Condyle am Ober-

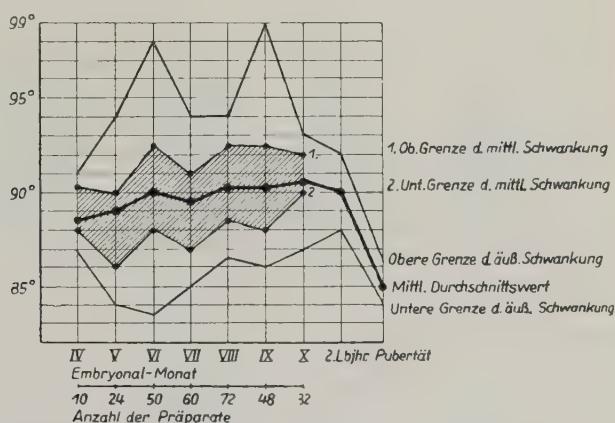


Abb. 12. Bänderkurve der Tibiaschaft-Epiphysenfuge (Tibiaschaft-Epiphysen-Winkel)

schenkel und Schienbein mit einem Abduktionswinkel von 182° fast gerade. Bei der Geburt ist das Knie, bedingt durch ein weiteres Zunehmen der Höhe des fibularen Condylus am Schienbein, im mittleren Durchschnitt O-beinig.

Die neben den mittleren Durchschnittswerten stehenden oberen und unteren Grenzen der mittleren Schwankungen sollen den hauptsächlichen Schwankungsbereich der Kniegelenksformen in den betreffenden Entwicklungsmonaten veranschaulichen. Es ist demnach im IV. Embryonalmonat das Kniegelenk immer valgisch (Schwankungsbereich zwischen $169,5^\circ$ und $174,5^\circ$). Drei Monate später ist das Kniegelenk ungefähr gerade. Es sind aber, wie die Schwankungsbreite angibt (175 bis 186°), sowohl varische wie auch valgische Formen möglich. Bei der Geburt dagegen konnten valgische Kniegelenke nicht mehr gefunden werden. Der

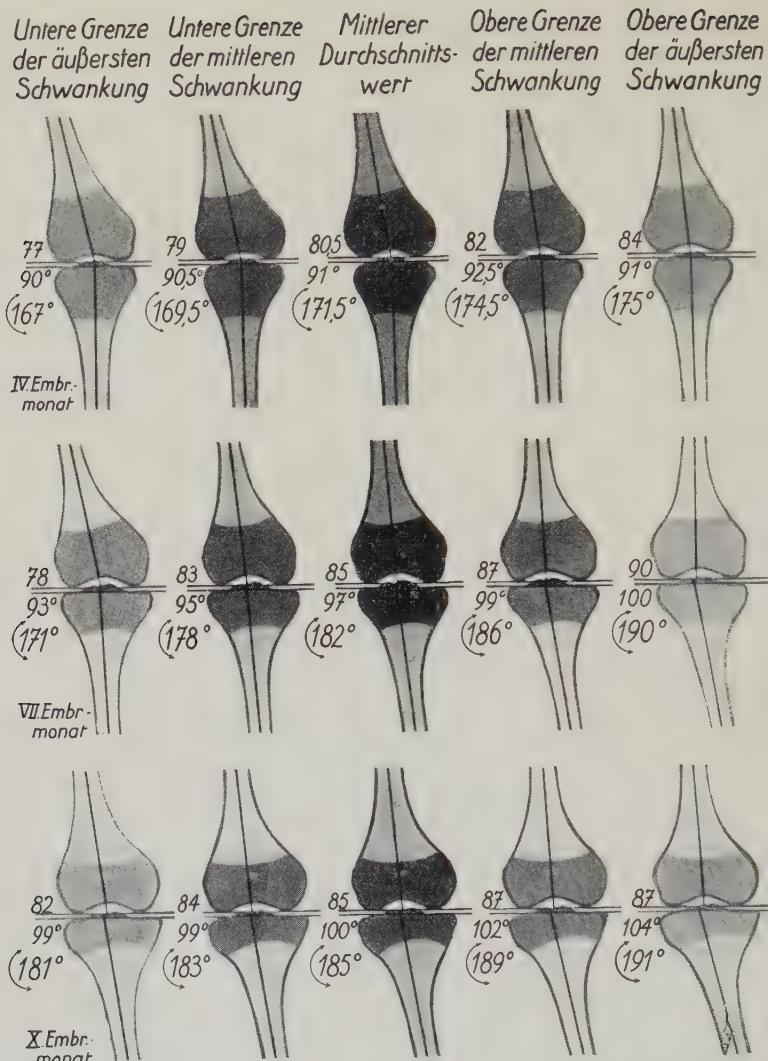


Abb. 13. Optische Pyramide von den Kniegelenksformen im IV., VII. und X. Embryonalmonat. Neben den Kniegelenksformen beim Großteil der Präparate (mittlere Durchschnittswerte, stark getönt und Grenzen der mittleren Schwankung, schwächer getönt) werden als obere und untere Grenze der äußersten Schwankung in jedem Monat zwei extreme Kniegelenksformen dargestellt. IV. Embr.-Mo.: 167° und 175°; VII. Embr.-Mo.: 171° und 190°; X. Embr.-Mo.: 181° und 191°

Abduktionswinkel ist immer größer als 180° (Schwankungsbreite zwischen 183° und 189°, Genu varum). Die auf Abb. 13 seitlich gezeichneten Kniegelenksfiguren (ganz schwach getönt) zeigen als obere und untere Grenze der äußersten Schwankung Kniegelenke, die in den betreffenden Monaten den größten Abduktionswinkel

aufweisen. Hervorgerufen werden diese großen Abduktionswinkel durch besonders hohe Condylen, bzw. niedrige Condylen an Femur oder Tibia. Alle sechs angeführten Präparate sind als Extremvarianten nur in Einzahl vorhanden und werden daher nur als interessante Grenzwerte angeführt. Ausschlaggebend für die Form der Kniegelenke im allgemeinen sind der mittlere Durchschnittswert und die mittlere Schwankungsbreite, die durch die obere und untere Grenze bestimmt wird.

E. Die Torsion der Tibia

Schmid und Braune stellten vor mehr als 75 Jahren beim Erwachsenen eine Verdrehung der Tibia nach außen fest. Vorher schon gaben Henle, Langer, Aeby und Meyer beiläufige Zahlen über ihre Torsion an. 1878 schrieb Mikulicz die große Arbeit über die Tibiatorsion. Er maß an über 100 Tibiae von Erwachsenen und Kindern die Verdrehungswinkel und fand eine Schwankungsbreite von 0 bis 48° . 1906 untersuchte Le Damany mehr als 200 Tibiae und bestätigte die starken Schwankungen. 5% seines Untersuchungsmaterials hatte einen Torsionswinkel von mehr als 40° , durchschnittlich sah er eine Verdrehung von 20° . Bis zum 6. Lebensjahr ist nach seinen und den Messungen von Mikulicz der Winkel verhältnismäßig klein. In den folgenden Jahren geht die Verdrehung schnell voran. Le Damany erklärte die Torsion aus der durch die horizontale Lage des Säuglings bedingten Neigung zur Außenrotation. R. Fick gibt in seinem Handbuch die Befundzahlen von Mikulicz und Le Damany an. Hinsichtlich des Entstehungsgrundes der Torsion ist er der Anschauung, daß der Verdrehungswinkel „sekundär“ sei und „von der gewöhnlichen Auswärtsstellung der Beine abhänge“. Diese Frage der Ursachen der Torsion diskutierte auch Grunewald. Er führte sie auf die Muskelarbeit des M. triceps surae zurück. Da die Sprunggelenkachse schon beim Kinde nicht mehr in der Frontalebene verläuft, erschöpfte sich die Arbeitsmöglichkeit dieses Muskels nicht mehr in der Plantar- und Dorsalflexion. Die übrigbleibende Komponente könnte den Talus in der Knöchelgabel um eine longitudinal („senkrecht von oben nach unten“) durch den Talus verlaufende Achse drehen. Diese Verdrehung sei aber durch die Verzahnung in der Knöchelgabel nicht möglich und so müsse sich dieses Drehmoment als ständiger Druck auf den Malleolus tibialis bemerkbar machen und zur Außentorsion führen. Bra-

gard fand an 32 Erwachsenen durchschnittlich eine Torsion unter 20° . 1932 beschäftigte sich Boehm mit der Torsion der kindlichen Tibia und stellte beim Neugeborenen keine Verdrehung fest. Beim 6 Monate alten Kind fand er einen Winkel von 9° , beim ein Jahr alten Kind einen Winkel von schon 12° . Der endgültige Torsionsgrad wird im 6. Lebensjahr mit einem Winkel von 23° erreicht. V. Lanz und Wachsmuth bearbeiteten in der Praktischen Anatomie die Torsion der Tibia zum erstenmal variationsstatistisch und stellten an optischen Pyramiden die Verdrehung in den einzelnen Altersstufen dar. In jüngster Zeit führten in USA Hutter und Scott große Reihenuntersuchungen durch und entdeckten bei 5 % der Tibiae bei Frauen eine Einwärtstorsion. Bei den Männern wiesen nur 3 % eine Einwärtstorsion auf. Bei Kindern und Japanern ist die Prozentzahl größer. Durchschnittlich sahen sie aber beim erwachsenen Amerikaner eine Außentorsion von 20° . Brandt und Virchow fanden bei Japanern und auch bei Negern eine geringe Torsion. Auch bei den Hominiden ist das distale Ende der Tibia stets etwas nach außen gedreht, maximal bis zu 30° (Bello, Klaatsch und Martin). Rivet glaubt, daß die Torsion im umgekehrten Verhältnis zur Masse der Tibia steht. Bei den Antropomorphen ist der Torsionswinkel negativ (Aeby und Sarasindel).

Torsion der embryonalen Tibia

Die Tibiatorsion während der intrauterinen Zeit und beim Neugeborenen wird von verschiedenen Autoren erwähnt, die Befunde sind aber widersprechend. Le Damany spricht von einer Einwärtstorsion während der Embryonalzeit, bei der Geburt von einer Nulltorsion. Desgleichen stellte Boehm bei einem 23 mm langen Embryo und bei Neugeborenen eine Nulltorsion fest. Bei einem 18 mm langen Embryo konnte er 8° Einwärtstorsion und bei 4 bis 9 Monate alten Feten zwischen 10 und 0° messen. Langer erwähnt nur die Tatsache der Verdrehung bei Embryonen. Nach Hutter und Scott kann die Torsion intrauterin sogar $+30^\circ$ betragen. Auf Grund dieser wenigen und widersprechenden Untersuchungsergebnisse kann nichts Genaues über den Vorgang der Verdrehung der Tibia während der intrauterinen Entwicklung gesagt werden. Die folgenden Untersuchungen versuchen dieses Problem zu klären.

Im VII. Embryonalmonat werden die eigenen Meßergebnisse

vollständig und im einzelnen angegeben. Für die übrigen Monate muß ich mich auf die Wiedergabe der errechneten Durchschnittswerte beschränken. Die Torsion der Tibia beim Kind, beim Jugendlichen und beim Erwachsenen ist von Mikulicz, Le Damany, Boehm, Bragard und v. Lanz hinreichend bearbeitet wor-

Tabelle 11

Nr.	Scheitel- steißlänge cm	Geschlecht	Tibiatorsionswinkel	
			Grad rechts	Grad links
51	18,5	m	11	11
52		f	+4	-2
53	19	m	11	12
54		m	1	1
55	19,5	f	7	7
56	20	m	3,5	3,5
57		m	2,5	3
58	20,5	f	1	2
59	21	f	13	13
60		m	9	14
61	21,5	m	7	7
62		f	9	9
63		m	28	28
64		f	7	7
65		m	11	11
66	22	f	14	14
67		f	12	12
68		f	14	14
69		m	4,5	5
80	22,5	f	13	13
70		f	11,5	11,5
71		f	7,5	7,5
72		m	3	3
73	23	f	10	10
74		m	8	1
75		m	9	9
76		f	8	8
77		m	6	6
78		m	38	38
79		f	11	7,5

Die daraus errechneten Durchschnittswerte:

1. Mittlerer Durchschnittswert: $9,5^\circ$; 2. Obere Grenze der mittleren Schwankung: $15,3^\circ$; 3. Untere Grenze der mittleren Schwankung: $5,3^\circ$;
4. Oberer Grenzwert: 38° ; 5. Unterer Grenzwert: -2° .

den. Diese Untersuchungsergebnisse wertete ich variationsstatistisch aus. Dadurch wird es möglich werden, die gesamte Entwicklungszeit für die Umformung der Tibiaverdrehung zu übersehen. Allerdings sind die Werte in der postnatalen Phase der Entwick-

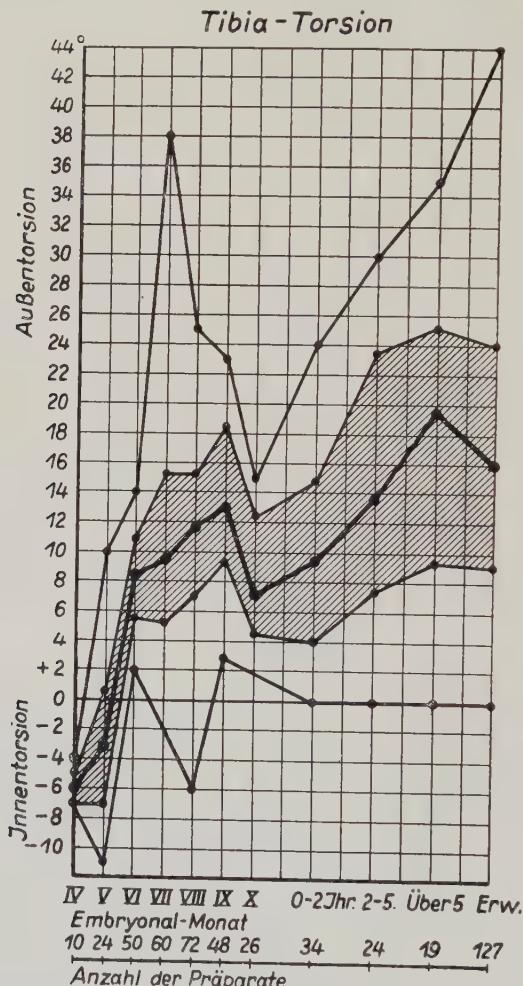


Abb. 14. Bänderkurve von der Entwicklung der Tibiatorsion während der Embryonalzeit, im Kindesalter und beim Erwachsenen

lung nur für eine große Übersicht brauchbar; denn sie wurden von verschiedenen Bearbeitern mit verschiedenen Methoden bestimmt.

a) Im VII. Embryonalmonat wurden die Messungen an 30 Embryonen durchgeführt (männlich 15, weiblich 15) (Tab. 11).

Tabelle 12

Monat	MDW Grad	OGSBr Grad	UGSBr Grad	OGr Grad	UGr Grad
IV	-6,2	-5	-7	-4	-7
V	-3,3	+0,25	-7,1	+10	-11
VI	8,5	11,7	5,5	14	2
VII	9,5	15,3	5,3	38	-2
VIII	11,7	15,0	7	25	-6
IX	13	18,5	9,5	23	3
X	7,4	12,4	4,5	15	2
bis 2 Jahre	9,4	14,7	4	24	0
" 5 "	13,7	23,5	7,4	30	0
" 15 "	19,7	25,2	9,4	35	0
Erwachsene	16	23,9	9	48	0

Tabelle 13

Monat	Mittl. Durchschnittswert		Mittl. Durchschnittswert	
	Grad rechts	Grad links	Grad männlich	Grad weiblich
IV	-6,2	-6,2	-6	-6,5
V	-3,3	-3,7	-4,5	-1,5
VI	8,5	8	8,5	8,3
VII	9,5	9,9	8,6	9
VIII	12	10,9	10,7	13,1
IX	11,7	12,7	10,7	15,4
X	7,7	7	7	7,7

b) Die mittleren Durchschnittswerte vom IV. bis X. Embryonalmonat und im Kindesalter und Erwachsenenalter (Mikulicz, Le Damany, Boehm, Bragard und v. Lanz) sind aus Tabelle 12 zu ersehen.

c) Bei Betrachtung der Meßbefunde auf Seiten- und Geschlechtsunterschiede hin ergeben sich folgende mittlere Durchschnittswerte (Tab. 13):

d) Bei der Betrachtung von Abb. 14 fällt im VII. und VIII. Embryonalmonat und nach dem 2. Lebensjahr eine außerordentlich breite Streuung auf. Im IV. Monat ist die Streuung am geringsten, die distale Tibiagelenksachse ist zu dieser Zeit ausschließlich nach innen gedreht. Einen Monat später herrscht die Innentorsion noch vor, aber bei einem Präparat besteht bereits eine Außentorsion. Vom VI. Embryonalmonat an ist, mit Ausnahme jeweils einer

Tibia im VII. und VIII. Monat, die Malleolenquerachse gegenüber der Tibiakopfquerachse stets nach außen torquiert. Die Mittelwertskurve verläuft vom IV. zum V. Monat flach. Diese Tatsache konnte ich früher schon bei der Entwicklung der Retroposition der Kniegelenkskörper und jetzt beim Höhenwachstum des Schienbeinkopfes erörtern. Im folgenden Monat steigt die Kurve sehr steil an, in den nächsten drei Embryonalmonaten ist die Höhenzunahme nicht so stark und zur Geburt hin fällt die Kurve um mehr als 5° ab. Die Tibiitorsion hat sich vom V. Monat an im Sinne einer Außentorsion vollkommen geändert. Diese Verdrehung verstärkt sich in den folgenden drei Monaten und wird beim Neugeborenen wieder geringer. Der Rückgang der Torsionsgröße um die Geburt scheint fundiert zu sein; denn es zeigen sowohl die Grenzen der mittleren Schwankung wie auch die Grenzen der äußersten Schwankung die regrediente Phase im Kurvenverlauf an. Nach diesem Torsionsrückgang nimmt die Verdrehung nach außen beim Kind und beim Jugendlichen wieder zu, ist allerdings beim Erwachsenen nicht mehr ganz so groß wie beim Jugendlichen. Interessant wäre die Analyse der Erwachsenenbefunde hinsichtlich des Lebensalters der untersuchten Tibiae. Leider war aber von Mikulicz und Le Damany darauf nicht geachtet worden. Es wäre denkbar, daß sich die regressive Veränderung der Tibiitorsion beim Erwachsenen durch genaue Vorgeschichte der Schienbeine aufdecken ließe. Das Band der mittleren Schwankung ist bei den fetalen Tibiae verhältnismäßig schmal, von Geburt an wird es breiter und beträgt im Kindes- und Jugendlichenalter maximal über 15° . Die Entwicklung in der Ausformung der Tibiitorsion verläuft nicht gleichmäßig vom Beginn der Verdrehung bis zur endgültigen Form beim Erwachsenen. Sie verändert sich in den einzelnen Monaten der Schwangerschaft verschieden stark. Auffallend ist die Änderung der Drehungsrichtung zu Beginn der zweiten Schwangerschaftshälfte, die relativ langsame Vergrößerung des Torsionswinkels in den weiteren drei Embryonalmonaten und das Kleinwerden der Verdrehung beim Neugeborenen. In den Jahren nach der Geburt nimmt die Torsion bis zur Pubertät fortwährend zu und ist beim Erwachsenen dann durchschnittlich einige Grade kleiner.

Seitenunterschiede (Abb. 15).

Seitenunterschiede in der Größe des Torsionswinkels sind bei einigen Präparaten in jedem Monat der Entwicklung zu erheben.

Zum Teil beträgt die Differenz mehr als 5 Grad. Die Mittelwertskurven bringen aber eine verschiedene Entwicklung der Torsion auf der linken und rechten Seite nicht zum Ausdruck.

Geschlechtsunterschiede (Abb. 16).

Bei der Betrachtung der Torsionswinkel auf Geschlechtsunterschiede hin sind zum Teil abweichende Befunde festzustellen. Wie auch Abb. 16 zeigt, ist die erste progrediente Phase der Umformung beim männlichen Geschlecht nicht so ausgeprägt wie beim weiblichen. Die Verlangsamung der Umformung in der zweiten Hälfte der intrauterinen Zeit kommt jetzt zwischen VI. und VII.

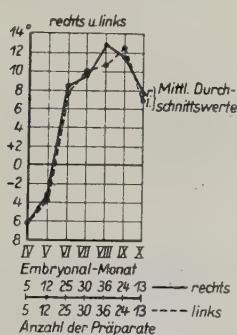


Abb. 15. Bänderkurve von der Entwicklung der Tibiitorsion während der Embryonalzeit (linke und rechte Seite getrennt ausgewertet)

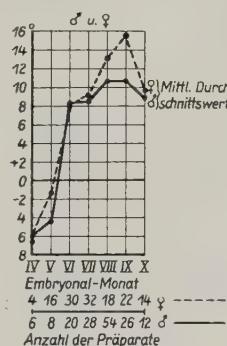


Abb. 16. Bänderkurve von der Entwicklung der Tibiitorsion während der Embryonalzeit (männliche und weibliche Präparate getrennt ausgewertet)

Embryonalmonat besonders deutlich zur Darstellung. Ebenso ist bei der getrennten Darstellung der mittleren Durchschnittswerte die regressive Phase zur Geburt hin eindeutig nachweisbar. Ein Geschlechtsdimorphismus in der Entwicklung der Tibiitorsion kann auf Grund dieser Untersuchungen nicht erkannt werden.

An einer optischen Pyramide (Abb. 17) soll nun die gesamte umwegige Entwicklung in den entscheidenden Altersstufen veranschaulicht werden.

F. Zusammenfassung der Ergebnisse

- Den Untersuchungen liegen insgesamt 148 Feten zugrunde. Sie gliedern sich auf in: IV. Embryonalmonat 5; V. Embryonalmonat 12; VI. Embryonalmonat 25; VII. Embryonalmonat 30; VIII. Embryonalmonat 36; IX. Embryonalmonat 36; X. Embryonalmonat 16.

TIBIA-TORSION

Untere Grenze der äuß. Schwankg. *Untere Grenze d. mittl. Schwankg.* *Mittlerer Durchschnittswert* *Obere Grenze d. mittl. Schwankg.* *Obere Grenze d. äuß. Schwankg.*



IV Embr. Monat



VI Embr. Monat



VII Embr. Monat



IX Embr. Monat



X Embr. Monat



5-15 Jahre



Erwachsene

Abb. 17. Optische Pyramide von der Entwicklung der Tibiatorsion

2. Zur Messung der Höhe der Femurcondylen und der Condylen des Tibiakopfes und zur Bestimmung der Tibiatorsion wur-

den Meßvorrichtungen entwickelt (Abb. 2 und 4). Die subjektiven und objektiven Meßfehler wurden bestimmt.

3. Die Meßzahlen wurden wie früher variationsstatistisch ausgewertet (*Z. Anat.* 117, 346, 1953).
4. Der Winkel zwischen Femurschaft und Condylentangente zeigt an, daß die beiden Femurcondylen nicht gleichmäßig wachsen. Das Höhenverhältnis in den einzelnen Entwicklungsphasen ändert sich. Während der ganzen Embryonalzeit ist der tibiale Condylus höher und breiter als der fibulare. Im IV. Embryonalmonat ist die Condylenasymmetrie am größten. Bis zum VI. Embryonalmonat nimmt die Asymmetrie stark ab und besteht in diesem geringen Ausmaß bis zur Geburt. Nach der Geburt wächst der tibiale Condylus wieder stärker, beim Erwachsenen ist das Höhenverhältnis wieder so groß wie im IV. Embryonalmonat. Die Femurcondylen durchlaufen demnach während der Embryonalzeit die erste = progradienten Phase ihrer wahrscheinlich zweiphasig umwegigen Entwicklung.
5. Im allgemeinen verläuft die Epiphysenfuge am Oberschenkel fast rechtwinklig. Es kommen aber stumpfwinkelige wie auch spitzwinkelige Epiphysenübergänge vor.
6. Auch die Tibiacondylen befinden sich während der Embryonalzeit in der progradienten Phase der umwegigen Entwicklung. Der fibulare Condylus ist vor und nach der Geburt höher und nach oben konvex gekrümmkt; der tibiale Condylus ist niedriger, seine Gelenksfläche konkav. Nach einem geringen Höhenunterschied der Condylen im IV. Embryonalmonat ändert sich das Verhältnis bis zum VIII. Monat zugunsten des fibularen Condylus. Nach einer geringen Wachstumsverzögerung im IX. Embryonalmonat verstärkt sich die Condylenasymmetrie zur Geburt hin. Nach der Geburt verringert sich die Höhendifferenz und ist beim Erwachsenen so groß wie zwischen V. und VI. Embryonalmonat.
7. Der Tibiaschaft-Epiphysen-Übergang ist bei der Mehrzahl der Präparate bis zum VI. Embryonalmonat ungefähr rechtwinklig. In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft setzen die Condyle des Schienbeinkopfes mit einem nach außen offenen, stumpfen Winkel an den Schaft an.
8. Sowohl beim Wachstum der Femurcondylen, als auch der Tibiacondylen konnten vereinzelt seiten- und geschlechts-

- verschiedene Befunde erhoben werden. Variationsstatistisch sind diese Unterschiede nicht sicher faßbar.
9. An einer optischen Pyramide werden die Kniegelenksformen im mittleren Durchschnitt und in ihrer mittleren Schwankungsbreite, außerdem für sechs Extremvarianten im IV., VII. und X. Embryonalmonat dargestellt.
 10. Die Tibiatorsion entwickelt sich ebenfalls über einen Umweg zu ihrem endgültigen Verdrehungsgrad beim Erwachsenen. Ausgehend von einer Innentorsion im IV. und V. Embryonalmonat ändert sich die Torsionsrichtung bis zum VI. Monat. In den folgenden drei Monaten verstärkt sich die Außentorsion stetig. Vom IX. Embryonalmonat an beginnt die erste regrediente Phase in der umwegigen Entwicklung. Nach der Geburt nimmt die Verdrehung wieder zu und ist beim Erwachsenen im Durchschnitt nicht mehr ganz so groß wie beim Jugendlichen.
 11. Bei der Betrachtung der Befunde auf Seiten- und Geschlechtsunterschiede hin lassen sich fast in jedem Monat vereinzelt Abweichungen um mehr als 5 Grad feststellen. Variationsstatistisch kann aber eine bilateral verschiedene oder eine geschlechtsdimorphe Formung der Tibiatorsion im allgemeinen nicht nachgewiesen werden.

Schrifttum

- Aeby, Chr.: Morph. Jb. **4** (1878) 288. — Albrecht, H.: Dtsch. Z. Chir. **7** (1877) 433. — Bello Y Rodriguez, S.: Le femur et le tibia. Paris 1909. — Boehe, M.: Z. orthop. Chir. **49** (1928) 335; **53** (1931) 384; Dtsch. Z. Chir. **235** (1932) 359; Das Bein des Neugeborenen. Stuttgart 1932. — Böttcher, J. F.: Abhandlung von den Krankheiten der Knorpel, Knochen und Gelenke. Königsberg 1793. — Brandt, G.: Z. orthop. Chir. **49** (1928) 481. — Braune, W.: Über die Torsion der menschlichen Tibia. Inaug.-Diss. Leipzig 1877. — Bragard, K.: Z. orthop. Chir. **57** (1932) Erg.-H. I. — Damany, P. Le: J. Anat. Physiol. **45** (1909) 598. — Fick, R.: Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, II/3. Jena 1911. — Girandi, G.: Arch. di Orthop. **49** (1933) 3. — Girard, H.: Zbl. Chir. (1874) 255. — Grunewald, J.: Z. orthop. Chir. **35** (1913) 775. — Hipp, E.: Z. Anat. **117** (1953) 346. — Hueter, C.: Arch. klin. Chir. **29** (1885) 622. — Hutter, Ch. G., und Scott, W.: J. Bone and Joint Surg. **31** (1950) 511. — Hyrtl: zitiert nach Mikulicz. — Klaatsch, H.: Erg. Anat. **10** (1900) 599. — Langer: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Wien 1865. — Langer, M.: Z. Anat. **89** (1929) 83. — Lanz, T. v.: Verh. dtsch. orthop. Ges. **37** (1949) 4; Schweiz. med. Wschr. **81**

- (1951) 1053. — Lanz, T. v., und Mayet, A.: Z. Anat. **117** (1953) 317. — Lanz, T. v., und Wachsmuth, W.: Praktische Anatomie, Bd. I/4. Berlin 1938. — Luschka: zitiert nach Mikulicz. — Martin, R.: Lehrbuch der Anthropologie. Jena 1914. — Mayet, A.: Die embryonale Entwicklung der Gelenkskörper des menschlichen Hüftgelenks. Inaug.-Diss. München 1950. — Merkel, F.: Virch. Arch. **59**, 237. — Meyer, H.: zitiert nach Mikulicz. — Mikulicz, J. v.: Arch. Anat. (1878) 351. — Ogston, O.: Arch. klin. Chir. **21** (1877) 536. — Rivet, P.: J. Soc. Am. **6** (1909) 147. — Sarasin, P. u. F.: Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschung auf Ceylon in den Jahren 1884—1886. Wiesbaden 1893. — Schmid, F.: Arch. Anthropol. GII, 181. — Virchow, H.: Verh. Berl. Anthropol. Ges. (1900). — Volkmann, v.: Virch. Arch. **24** (1862).

Bücherbesprechungen

Nickel-Schummer-Seiferle: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere.
 Band I: Bewegungsapparat. (Verlag Paul Parey, Berlin, 1954.)
 518 S. mit 11 Farb- und 5 Cellophantafeln, insgesamt 517 Abb.,
 Kunstleder DM 78,—.

Die Herausgabe dieses Lehrbuches, dessen erster Band jetzt vorliegt, füllt eine stark empfundene Lücke im veterinaranatomischen Schrifttum der Nachkriegszeit aus.

In erster Linie als unentbehrliches Rüstzeug für den zukünftigen und im Beruf stehenden Tierarzt gedacht, kann dieses Werk allen an den Haustieren interessierten Biologen eine wertvolle Hilfe sein. Die Verfasser haben bewußt auf die Einfügung eines Autoren- und Literaturverzeichnisses verzichtet. Mag dies von dem, der eine Fortführung des letztmalig 1943 erschienenen und völlig vergriffenen Handbuches der vergleichenden Anatomie der Haustiere von Ellenberger-Baum erwartet hat, zunächst vermißt werden, so wird man durch eine hervorragende Neuschöpfung der bekannten Autoren aus eigener Erarbeitung und Überarbeitung des Stoffes überrascht. Übersicht und Klarheit der Darstellung haben dadurch gewonnen. Das neuere Schrifttum ist berücksichtigt.

Durch die von der bisher üblichen Reihenfolge abweichende Anführung der Tierarten — Fleischfresser, Schwein, Wiederkäuer, Pferd — kommt bei der Darstellung des Bewegungsapparates im ersten Band die anatomische und funktionelle Sonderstellung des Pferdes besonders gut zum Ausdruck. An der bewährten vergleichenden Nebeneinanderstellung der Organe der behandelten Tierarten ist festgehalten worden. Die homologen Organteile sind durch entsprechende Farben auf im Text eingefügten Bildtafeln didaktisch einleuchtend hervorgehoben worden. Abnehmbare Überlegblätter mit Strichzeichnungen wahren die anatomische Klarheit und Präzision künstlerisch ausgezeichnet gelungener Abbildungen.

Unauffällige konstruktive Strichzeichnungen vermitteln funktionelles Denken, ohne der Morphologie des lebenden Organismus Gewalt anzutun.

Der Sorgfalt der Autoren in der Stoffbearbeitung hat der Verleger durch eine ausgezeichnete, reiche Ausstattung dieses mit 517 Abbildungen versehenen Bandes entsprochen.

Im ganzen ein Werk, das allen am Haustier interessierten Instituten und Biologen zur Anschaffung wärmstens empfohlen werden kann.

Professor Freudenberg, Halle a. S.

Kuhn-Schnyder, E.: Geschichte der Wirbeltiere. 156 S. mit 12 Kunstdrucktafeln und 69 Abbildungen im Text. Schwabe & Co. (Basel), 1953. Lw. sfr. 14,—.

Das Büchlein ist aus einer Reihe populärwissenschaftlicher Vorträge hervorgegangen, die der Autor überarbeitete und der breiteren Öffentlichkeit vorlegte. Das Niveau ist so gehalten, daß das Werk nicht nur dem Laien etwas zu geben hat, sondern auch dem Studierenden. Die

zwischen dem Populären und Fachwissenschaftlichen gezogene Grenze ist hervorragend überbrückt, in dem in zahlreichen Fußnoten, die einen erheblichen Teil des Textes ausmachen und jeweils den Kapiteln angefügt sind, Namen und Begriffe erklärt sind. Außerdem wird von den erwähnten Autoren immer ein kurzer Lebensabriß mit kleinen, sehr ansprechenden Details gegeben, wodurch dem Buch eine sehr erfreuliche persönliche Note anhaftet und auch der Fachmann manches erfährt, was ihm zum Verständnis der wissenschaftlichen Leistung eines ihm vielleicht nur dem Namen nach bekannten Forschers dienlich ist. Erstaunlich weit ist der Bogen, den das in 10 Kapiteln gegliederte Werk umspannt, indem es mit der „Natur der Fossilien“ beginnt und, dann den Begriff der geologischen Zeit darlegt, historisch gegebene gedankliche Verknüpfungen aufzeigt, und schließlich die nötigen zoologischen Begriffe (Bauplan) und ihren inhaltlichen Wandel vorführt. In den weiteren Kapiteln wird dann die Entfaltung der Stämme der Wirbeltiere knapp, aber sehr eindrucksvoll besprochen, wobei immer die wichtigsten vergleichend anatomischen Tatsachen zu ihrem Recht kommen. Es ist kaum etwas übersehen. Die Bebilderung ist sehr reichlich, und außerordentlich eindrucksvoll und sehr geschickt zusammengestellt. Die Probleme sind auf dem neuesten Stand des Wissens gebracht. Ungemein ansprechend ist der Text abgefaßt. In einem sonst in wissenschaftlichen Werken kaum gefundenen, heiter erzählenden Ton wird vorgetragen und niemals wird der sachlichen Richtigkeit dadurch Abbruch getan! Es ist ein Vergnügen, das Büchlein zu lesen, das wir auf dem deutschen Büchermarkt sehr herzlich begrüßen, weil uns eine fachlich einwandfreie Darstellung der Geschichte der Wirbeltiere seit vielen Jahren fehlt, in der alles das eingebaut ist, was rastloses Forschen in den letzten Jahrzehnten hervorbrachte.

H. Hofer (Gießen).

de Beer, Sir Gavin: *Archaeopteryx lithographica. A study based upon the Brithis Museum specimen.* 16 Tafeln und 9 Fig. im Text, XI + 68 Seiten. British Museum (Natural History), London. L. 2,—.

Das hervorragend ausgestattete Werk bringt eine vollständige Neubearbeitung der beiden Platten des Londoner Originale von *Archaeopteryx lithographica*, des „Urvogels“ aus den jurassischen Solenhofener Schiefern. Das Londoner und das Berliner Exemplar, das zweite bisher gefundene, werden zu einer Gattung und Art zusammengefaßt, die den Namen *Archaeopteryx lithographica* von Meyer 1861 tragen muß. Die festgestellten Unterschiede zwischen den beiden Resten liegen durchaus im Rahmen der zu erwartenden Variabilität und der Unterschiede von Alter, Geschlecht, Größe usw. Damit ist ein systematischer Unfug, der sich jahrzehntelang durch die Literatur hinzog und den wohl niemand richtig ernst nahm, auf Grund neuer Untersuchungen aus der Welt geschafft worden. Systematisch wird *Archaeopteryx* der Classis Aves, Subclassis Saurornithes Nicholson 1879, Ordo Saururae Haeckel 1866 eingegliedert. Der Streit, der sich lange durch die Literatur hinschleppte, ob die Form ein Vogel oder ein Reptil sei, wird zugunsten

der Vögel entschieden. Phylogenetisch soll *Archaeopteryx* in der Nähe der Stammlinie stehen, die von den Reptilien zu den Vögeln führt. Die systematischen und phylogenetischen Möglichkeiten werden unter genauer Berücksichtigung der sehr reichen Literatur ausführlich diskutiert. Das Ziel der Monographie ist die erneute Untersuchung des Londoner Originalstückes, nicht aber die ausführliche Diskussion aller mit *Archaeopteryx* zusammenhängender morphologischen Probleme. Verständlicherweise wird daher das Kapitel, das den Ursprung des Vogelfluges behandelt und auf das Proavis-Problem eingeht, nur sehr kurz. Der Verfasser vertritt die sicher richtige Ansicht, daß alles, was *Archaeopteryx* zu diesem Problem beizutragen hat, für einen fliegenden Proavis spricht; damit wird der Theorie von Nopcsa, der für einen laufenden Proavis eintrat und der Tetrapteryx-Theorie Beebes der Boden entzogen. Der Flug von *Archaeopteryx* sei ein Gleitflug gewesen; damit würde die vermutlich geringe Entwicklung des Musc. pectoralis (Fehlen der Carina sterni, verschiedene Besonderheiten des Humerus und die Kürze der Coracoide) und das noch durchaus reptilienhaft gebliebene Cerebellum im Einklang stehen, denn bei diesem Flugtypus, der ein passiver ist, werden keine besonderen Ansprüche an die Muskulatur der Vorderextremität gestellt, und ebenso wenig bedarf es einer differenzierten nervösen Kontrolle. Da de Beer für einen fliegenden Proavis eintritt und da er *Archaeopteryx* in die Nähe des Stammes stellt, der zu den typischen Vögeln führt, ergibt sich, daß für ihn auch die Vorfahren der fluglosen Ratiten Flieger gewesen sind. Man wird dieser Auffassung vollkommen beipflichten müssen, die auch vergleichend anatomisch bestens gestützt ist. Die Palaeognathie der Ratiten und Steißhühner sei nicht primitiv und könne aus einem neognathen Typus abgeleitet werden „by a process of retention in the adult of a youthful condition of the ancestor“ (S. 53). In Übereinstimmung mit Kleinschmidt (1951) vermutet de Beer, daß *Archaeopteryx* die schizognathe Gaumenform der Neognathie besessen habe. Damit ist der Boden reiner Vermutung betreten, denn weder an dem Berliner, noch an dem Londoner Exemplar können die knöchernen Gaumenelemente in der Vollständigkeit und im Zusammenhang studiert werden, die nötig wäre, um eine gesicherte oder wenigstens sehr wahrscheinliche Aussage über das Munddachskelett zu machen. Die mit UV-Licht durchgeföhrte Untersuchung brachte eine Fülle wichtiger anatomischer Details, die im einzelnen nicht angeführt werden können. Eines der bedeutendsten ist wohl der Nachweis, daß das Gehirn noch ein Reptil Gehirn war, das sich von dem der rezenten, typischen Vögeln grundsätzlich unterscheidet. — Die vorliegende Monographie ist eine außerordentliche Bereicherung des *Archaeopteryx* gewidmeten Schrifttums und ist bedeutungsvoll für jeden, der sich mit der vergleichenden Anatomie der Reptilien und Vögeln befaßt.

Hofer (Gießen).